INVESTIGACIÓN Y CIENCIA

Monográficos de psicología y neurociencias

3er cuatrimestre 2016 · N.º 15 · 6,90 € · investigacionyciencia.es

CUADERNOS

Mente&Cerebro

LA VISIÓN

Qué vemos, cómo y por qué

Neurobiología
Mecanismos neuronales de la percepción visual

Psicología
Factores que determinan la sensibilidad estética

Evolución
La visión de los colores en los primates

9 772253 959008 00015

Monografías con nuestros mejores artículos sobre temas clave

CUADERNOS 14: DEPRESIÓN

Trastorno depresivo en el trabajo • Depresión en el hombre y en la mujer • Electrodos cerebrales para la depresión resistente • El éxito de la terapia cognitivo-conductual

CUADERNOS 13: EN BUSCA DE LA CONSCIENCIA

Avances en el diagnóstico del estado vegetativo • El claustro como sede de la consciencia • Límites del reduccionismo neurobiológico • Pérdida y recuperación de la consciencia

CUADERNOS 12: EL DOLOR

Combatir el dolor crónico • Causas de la migraña • La psique como calmante • ¿Funciona la acupuntura?

CUADERNOS 11: LENGUAJE Y COMUNICACIÓN

La influencia del lenguaje en el pensamiento • Modelos neurales del habla y el entendimiento • Claves de la gestualidad social • Niños con mutismo selectivo

CUADERNOS 10: ADICCIONES

Alteraciones en el sistema de recompensa • Raíces evolutivas del alcoholismo • Enganchados a la inanición • Huellas cerebrales de la nicotina • Tratamientos

CUADERNOS 9: LA MEMORIA

Circuitos neuronales de los recuerdos • Estudios con ratones transgénicos • El síndorme de Korsakoff y la hipertimesia • Técnicas para mejorar el aprendizaje

www.investigacionyciencia.es/revistas/cuadernos

Un proceso creativo

La capacidad de ver no se limita a nuestros ojos, a la retina o al cristalino. También depende del procesamiento que el cerebro realiza sobre la información lumínica que le llega del exterior en forma de impulsos eléctricos. A ello se suman los conocimientos previos y los aspectos emocionales de lo que vemos. Pero ¿cómo funciona nuestro sistema visual?¿Qué mecanismos cerebrales se desarrollan para que nos formemos una imagen del mundo que nos rodea? ¿Por qué algunos invidentes son capaces de reaccionar ante objetos que no ven? ¿Percibimos hombres y mujeres la belleza de la misma manera?

Desde diferentes ámbitos de la investigación (neurobiología, psicología, oftalmología, neurociencia cognitiva, filosofía y antropología, entre otros) se está avanzando en el conocimiento de la percepción visual humana, aunque todavía queda camino por recorrer.

Este nuevo número de la colección *Cuadernos* reúne una docena de artículos, publicados en *Mente y Cerebro* e *Investigación y Ciencia*, que repasan los fundamentos neurobiológicos de la visión y ahondan en los hallazgos más recientes sobre varias alteraciones visuales, desde algunas poco frecuentes hasta la miopía, que ya está alcanzando cotas epidémicas.

Volviendo a la complejidad del procesamiento de la información visual, además de hablar de fotorreceptores, tálamo, corteza visual primaria, tronco encefálico y movimientos microsacádicos, cabe tener en cuenta factores como el entorno inmediato, las ilusiones ópticas, la cultura, la memoria, la consciencia y mucho más. Por ello el monográfico se centra también en las dimensiones estéticas y antropológicas del fenómeno.

Como apunta Javier Cudeiro en su artículo «Mecanismos neuronales de la percepción visual» (*página 4*), el neurólogo estadounidense Vernon Mountcastle (1918-2015) describió en su día que la percepción visual es un proceso creativo, no una réplica del mundo real. Con esta misma visión arranca el monográfico.

—La redacción

ISTOCK / DELPIXART

EN ESTE NÚMERO

1 **Presentación**
Un proceso creativo. *Por la redacción*

Neurobiología de la visión

Procesamiento visual

4 **Mecanismos neuronales de la percepción visual**
La percepción visual es una actividad creativa: el cerebro utiliza la información sensorial y la experiencia previa. Nuestra percepción del mundo se perfila gracias a la interacción continua entre las etapas del sistema visual. *Por Javier Cudeiro Mazaira*

Movimientos microsacádicos

12 **Las ventanas de la mente**
Considerados antaño meros tics nerviosos, ciertos movimientos inconscientes de los ojos son en buena medida responsables de nuestra capacidad de ver. Estos movimientos minúsculos podrían incluso revelar pensamientos subliminales. *Por Susana Martinez-Conde y Stephen L. Macknik*

Actividad neuronal

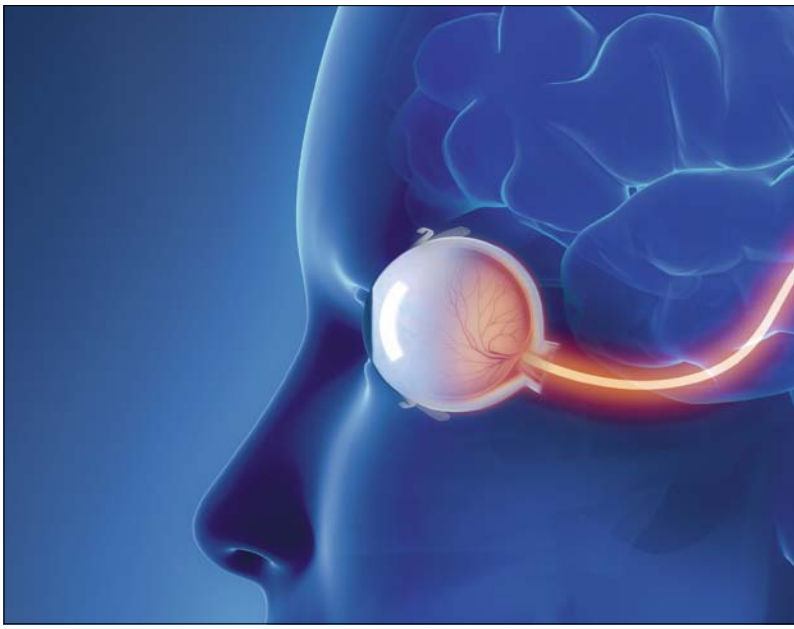
20 **El rompecabezas de las ondas cerebrales**
Cuando dirigimos nuestra atención a un punto concreto, diversos grupos de neuronas se ponen en marcha de forma simultánea. ¿Abre esta actividad sincrónica la puerta de acceso a la percepción? *Por Anneke Meyer*

Vías visuales

26 **El tálamo y la visión**
Nuestra percepción visual consciente depende de un pequeño núcleo talámico de apenas seis milímetros de diámetro, el núcleo geniculado lateral, cuyos circuitos neuronales determinan la calidad e intensidad de las imágenes que percibimos. *Por José Manuel Alonso*

Oponencia del color

34 **Visión prohibida del color**
Aunque prohibida en las teorías de la percepción del color, la visión del verde rojizo o del azul amarillento no es imposible. Estas y otras alucinaciones permiten atisbar en el fenómeno de la oponencia visual. *Por Vincent A. Billock y Brian H. Tsou*



Alteraciones visuales

Miopía

42 **La epidemia de la miopía**
Acabar con los altos índices de miopía se ha convertido en un problema sanitario a escala mundial. Un simple cambio en nuestra conducta diaria podría ser la solución. *Por Diana Kwon*

Hemiomisión

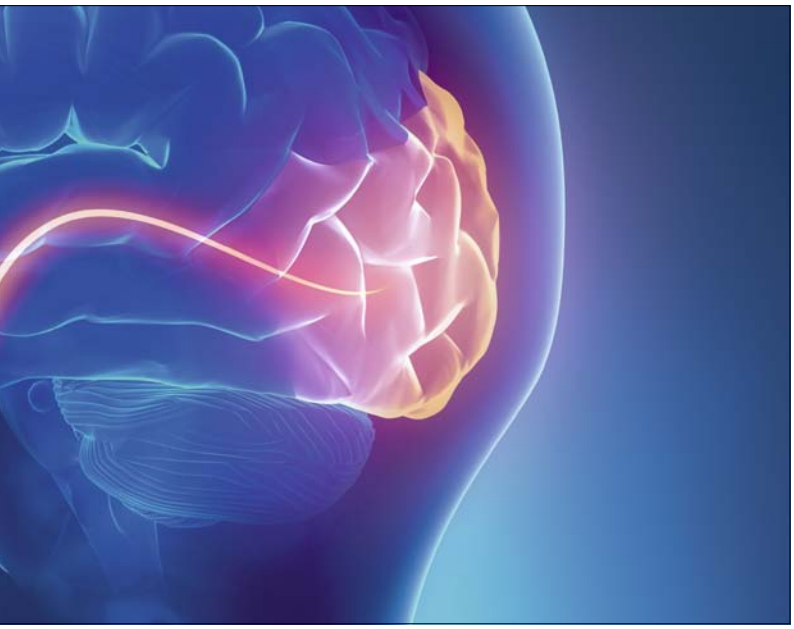
50 **Un mundo a medias**
Las personas que sufren trastorno de omisión no consiguen percibir una imagen completa de la realidad. *Por Vilayanur S. Ramachandran y Diane Rogers-Ramachandran*

Visión ciega

54 **Ciegos con visión**
En la invidencia por lesión cerebral, algunos pacientes son capaces de orientarse a ciegas, reaccionar ante expresiones faciales e incluso esquivar obstáculos. *Por Beatrice de Gelder*

Síndrome de Bálint

62 **El síndrome de Bálint: la visión desorientada**
El sistema visual trata por separado tres aspectos fundamentales de la escena: la naturaleza de los objetos, su localización y su utilidad. Un mismo trastorno afecta estas tres funciones. *Por Simon Clavagnier*



ISTOCK / JANULLA

Percepción y genética

Sensibilidad estética

68 La percepción del arte

Desde siempre la filosofía se esforzó por encontrar una teoría coherente de la sensibilidad estética. Los psicólogos comienzan ahora a indagar los secretos que constituyen el atractivo particular de una obra de arte. *Por Bernd Kersten*

Antropología

76 La valoración estética, ¿una actividad ligada al sexo?

Existe la opinión generalizada de que mujeres y hombres percibimos de forma diferente la dimensión estética de las cosas. Aunque la bibliografía existente aporta pocos datos al respecto, el estudio de atributos visuales tales como el color añade alguna información al respecto. *Por Enric Munar, Marcos Nadal, Camilo J. Cela y Fernando Maestu*

Evolución

86 Evolución de la visión de los colores en los primates

El análisis de los pigmentos visuales en los primates revela que nuestra visión cromática siguió un curso evolutivo singular y que el cerebro es más adaptable de lo que suele creerse. *Por Gerald H. Jacobs y Jeremy Nathans*

Colaboradores de este número

Asesoramiento y traducción:

Susana Martinez-Conde: *Las ventanas de la mente*; Francesc Asensi: *El rompecabezas de las ondas cerebrales*, *La epidemia de la miopía*; Luis Bou: *Visión prohibida del color*, *Un mundo a medias*, *Ciegos con visión*; J. M. García de la Mora: *El síndrome de Bálint: la visión desorientada*; A. Prevosti Monclús: *La percepción del arte*; Anna Ferran: *Evolución de la visión de los colores en los primates*

Portada: iStock / Vosmanius / aetb

Mente y Cerebro

Directora general: Pilar Bronchal Garfella
Directora editorial: Laia Torres Casas
Ediciones: Yvonne Buchholz, Anna Ferran Cabeza, Ernesto Lozano Tellechea, Carlo Ferri
Producción: M.ª Cruz Iglesias Capón, Albert Marín Garau
Secretaría: Purificación Mayoral Martínez
Administración: Victoria Andrés Laiglesia
Suscripciones: Concepción Orenes Delgado, Olga Blanco Romero

EDITA
Prensa Científica, S.A.
Muntaner, 339 pral. 1.ª
08021 Barcelona (España)
Teléfono 934 143 344 Fax 934 145 413
e-mail precisa@investigacionyciencia.es
www.investigacionyciencia.es

Gehirn und Geist

Chefredakteur: Carsten Könneker (verantwortlich)
Artdirector: Karsten Kramarczik
Redactionsleiterin: Christiane Gelitz
Redaktion: Steve Ayan, Katja Gaschler, Andreas Jahn
Freie Mitarbeit: Liesa Klotzbücher, Rabea Rentschler, Joachim Retzbach, Daniela Zeibig
Schlussredaktion: Christina Meyberg, Sigrid Spies, Katharina Werle
Bildredaktion: Alice Krüßmann, Anke Lingg, Gabriela Rabe
Redaktionsassistenz: Hanna Hillert
Geschäftsleitung: Markus Bossle, Thomas Bleck

DISTRIBUCIÓN
para España:
LOGISTA, S. A.
Pol. Ind. Polvoranca - Trigo, 39, edificio B
28914 Leganés (Madrid)
Teléfono 916 657 158
para los restantes países:
Prensa Científica, S. A.
Muntaner, 339 pral. 1.ª - 08021 Barcelona

PUBLICIDAD
Prensa Científica S. A.
Tel. 934 143 344
publicidad@investigacionyciencia.es

SUSCRIPCIONES
Prensa Científica S. A.
Muntaner, 339 pral. 1.ª
08021 Barcelona (España)
Teléfono 934 143 344
Fax 934 145 413
www.investigacionyciencia.es

Copyright © 2016 Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft mbH, D-69126 Heidelberg
Copyright © 2016 Prensa Científica S.A.
Muntaner, 339 pral. 1.ª 08021 Barcelona (España)

Reservados todos los derechos. Prohibida la reproducción en todo o en parte por ningún medio mecánico, fotográfico o electrónico, así como cualquier clase de copia, reproducción, registro o transmisión para uso público o privado, sin la previa autorización escrita del editor de la revista.

ISSN edición impresa: 1695-0887 ISSN edición digital: 2385-5681
Dep. legal: B. 39.017 – 2002

Imprime Rotocayfo (Impresia Ibérica)
Ctra. de Caldes, km 3 - 08130 Santa Perpètua de Mogoda (Barcelona)
Printed in Spain - Impreso en España

PROCESAMIENTO VISUAL La percepción visual es una actividad creativa: el cerebro utiliza la información sensorial y la experiencia previa. Nuestra percepción del mundo se perfila gracias a la interacción continua entre las etapas del sistema visual

Mecanismos neuronales de la percepción visual

JAVIER CUDEIRO MAZAIRA

Si usted centra su atención en la figura de la pagina contigua, podrá observar un fenómeno genuino de creación por el cerebro. Percibirá la franja intermedia más clara en la parte izquierda que en la derecha. Sin embargo, desde el punto de vista físico, eso no es cierto: si medimos la cantidad de luz reflejada, esta será la misma en ambas zonas. Si quiere comprobarlo de una forma más fácil, tan solo necesita tapar con las manos las franjas superior e inferior de la imagen. El resultado revela que se trata de una ilusión óptica, producto de la actividad del sistema nervioso.

Este ejemplo sencillo ilustra lo que en su día avanzó el neurólogo estadounidense Vernon Mountcastle (1918-2015): la percepción es un proceso creativo, no una réplica del mundo real. Para los humanos, como para todos los primates, la visión es un sentido de una importancia capital. Constituye la piedra angular de nuestro conocimiento y nuestra interrelación con el entorno. Asimismo, muchos procesos mentales, entre ellos la memoria, se cimientan en la información visual.

El proceso de la visión

Imagine ahora una escena cotidiana. El contenido que cubre su campo visual se halla poblado de figuras, colores y formas en movimiento. El conocimiento sobre lo que ocurre en el exterior se basa en la actividad nerviosa que desencadena la luz que reflejan los objetos. Esa luz

En síntesis: La visión en el cerebro

1 La percepción visual comienza en la retina, pero no acaba allí. Las señales resultantes de la actividad retiniana alcanzan el núcleo geniculado lateral, la corteza visual y otra treintena de estructuras más.

2 El núcleo geniculado lateral del tálamo constituye una estructura clave en el proceso visual. Funciona como un filtro dinámico capaz de controlar la información que llega a la corteza visual.

3 El óxido nítrico forma parte de los mecanismos globales de modulación en el sistema visual: modifica la actividad neuronal. De esta manera, facilita la transmisión de la información visual desde la retina a la corteza.

TODAS LAS ILUSTRACIONES DE ESTE ARTÍCULO: CORTESÍA DE JAVIER CUDEIRO

La percepción visual depende del entorno. Al observar esta figura, advertimos de inmediato que la franja central es más oscura en un extremo que en el otro. Mas se trata de una ilusión óptica, pues el nivel gris es uniforme. Esta creación del cerebro se puede explicar por la forma en que nuestro sistema visual procesa el contraste, a saber, compara la figura con su entorno, aquí las bandas superior e inferior. Si las tapamos, la ilusión desaparece.

atraviesa el ojo y alcanza la capa de células más interna, la retina. Aquí se inicia la visión, un proceso complejo, a la par que maravilloso.

Los fotorreceptores, un tipo especial de células, transforman un fenómeno físico, como es la luz, en uno eléctrico. Esta es la forma en que las células nerviosas o neuronas se comunican; pequeños cambios de voltaje (del orden de milivoltios), transmisibles de célula a célula.

Si bien la percepción visual comienza en nuestra retina, no acaba ahí. Eso sería tanto como decir que oímos con nuestras orejas o que percibimos los olores con la nariz. La actividad de las células de la retina se transfiere hacia el interior del cerebro mediante las fibras que componen los nervios ópticos y progresa por numerosas estructuras con una función relacionada con la visión hasta que, finalmente, experimentamos de manera consciente la percepción del mundo que nos rodea. Con todo, la información que obtenemos del exterior no se limita a la mera experiencia sensorial que sigue a la activación de un receptor. En el proceso se implican el conocimiento previo y los aspectos emocionales de lo que vemos.

Vías de información

Cuando hablamos de procesamiento visual y de la información que llega al cerebro desde la retina debemos referirnos, al menos, a tres vías de información, las cuales trabajan en paralelo para percibir forma, color y movimiento. A lo largo del sistema visual encontramos neuronas capacitadas para señalar, de forma específica, las características de la imagen que observamos; eso nos faculta para identificar células que indican con precisión la dirección en la que se mueve un objeto, la orientación que tiene en el espacio o su color. Hace años, el neurocientífico visual británico Horace Barlow acuñó la expresión «detectores de características» para referirse a las neuronas que se pueden hallar a lo largo del sistema visual.

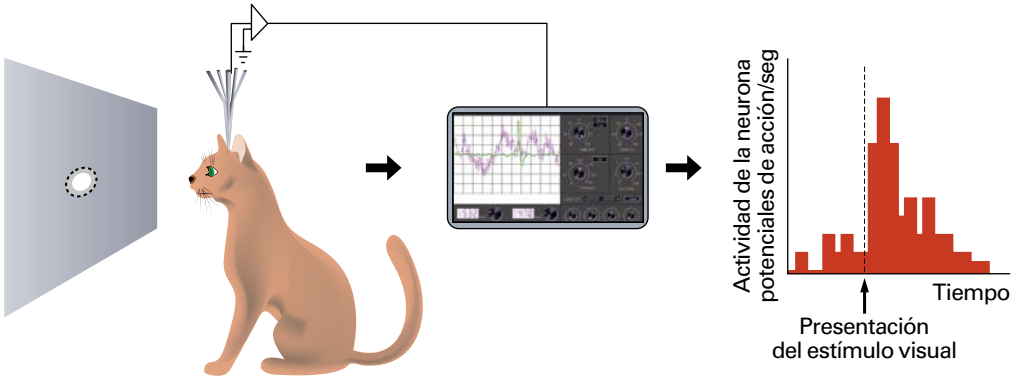
Las señales resultantes de la actividad retiniana (potenciales de acción) se dirigen, a través de los nervios ópticos, hacia el núcleo geniculado lateral (NGL) del tálamo; de allí pasan a la corteza visual primaria (V1), que se aloja en la parte posterior del cerebro, en el lóbulo occipital. Junto con V1, otras 32 regiones de la corteza cerebral participan en el proceso visual. De estas, 25 están predominante o exclusivamente relacionadas con la visión; las otras 7 constituyen áreas visuales de asociación, implicadas, además, en otras funciones.

Mapas corticales

Cada región levanta un mapa de lo que vemos. Los mapas difieren entre sí en cuanto al detalle de la representación del mundo visual y a las características de las imágenes

Estudio del sistema visual en felinos

El sujeto experimental, en este caso un gato, se sitúa enfrente de una pantalla de ordenador, donde se proyectan los estímulos visuales sobre el campo receptor (*línea de puntos*) de la célula que queremos estudiar. La actividad neuronal se registra mediante un electrodo múltiple, que permite captar los potenciales de acción en respuesta a la presentación de los estímulos y también eyectar diferentes sustancias de interés. La actividad registrada se visualiza en un osciloscopio en tiempo real. Una vez recogidos los datos, se representan en forma de histogramas periestímulos, los cuales indican los potenciales de acción a lo largo del tiempo y en relación con los estímulos presentados.



representadas. En unas áreas tendrá especial relevancia el color; en otras, la orientación de los bordes que configuran un objeto, y en otra más, la percepción de una forma compleja (un rostro, por ejemplo).

Las representaciones o mapas corticales están conectados entre sí y tejen una red intrincada. Aunque la percepción visual se origina por la actividad global de la corteza cerebral, los datos fisiológicos y neurológicos apuntan hacia cierta especialización funcional dentro de cada área.

Las señales eléctricas que se generan en la retina forman un primer mapa visual, un auténtico mosaico del mundo que observamos. Hace setenta años, el premio nóbel Keffer Hartline (1903-1983) consiguió registrar, mediante electrodos de metal muy finos, la actividad eléctrica en las células de salida de la retina de un cangrejo marino mientras proyectaba una luz sobre el ojo del animal. Con ese montaje pudo correlacionar la tasa de excitación de las neuronas, es decir, los potenciales de acción, con el contraste del estímulo luminoso.

Hartline observó, además, que los mejores estímulos eran los más simples, como son pequeños puntos de luz que se encienden y apagan. Daba la impresión de que toda la complejidad del mundo se detectaba descompuesta en pequeños fragmentos, de forma similar a los píxeles que componen una imagen de ordenador. Cada célula ganglionar «ve» una minúscula fracción del campo visual: su campo receptor. La escena abarcada depende del número de fotorreceptores que recogen la luz de esa parte del espacio y muestrean la luz reflejada de esa determinada zona. Experimentos similares llevados a cabo posteriormente en otras especies confirmaron los hallazgos y demostraron que la retina constituía un sistema perfecto para detectar cambios de contraste en la imagen.

El papel del núcleo geniculado lateral

Una vez que abandonan la retina, los nervios ópticos de ambos ojos se dirigen hacia el centro del cerebro, hasta alcanzar el núcleo geniculado lateral. Esta estructura talámica resulta de suma importancia, sobre todo en los mamíferos: toda la información que viene del exterior pasa por ella antes de alcanzar la corteza cerebral.

El hecho de que el tálamo se interponga en el camino de los axones retinianos podría inducirnos a pensar que se comporta como una estación de relevo o centro repe-

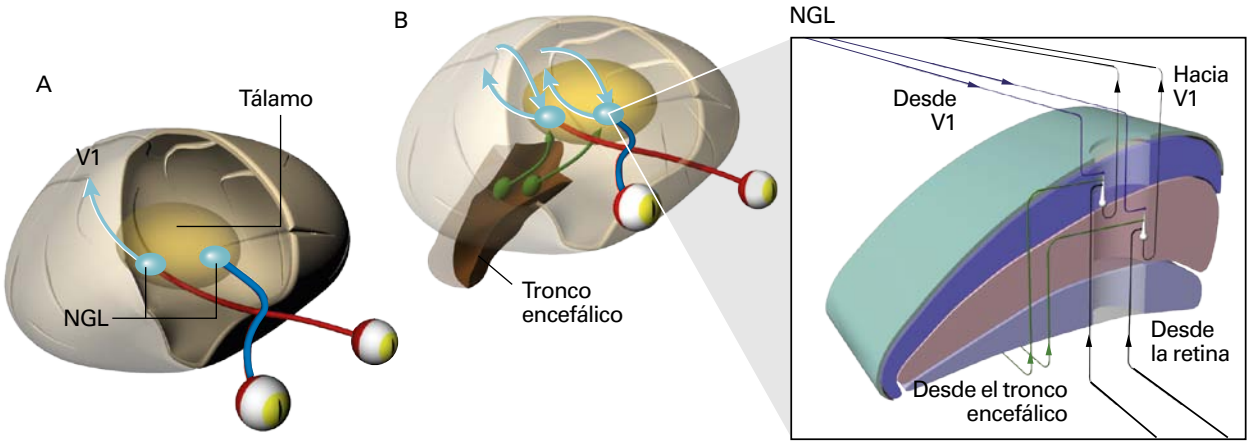
EL AUTOR

Javier Cudeiro Mazaira es doctor en medicina y catedrático de fisiología humana. Coordina el Grupo de Neurociencia y Control Motor (NEUROcom) de la Universidad de La Coruña y dirige el Centro de Estimulación Cerebral de Galicia.

Recorrido de la información eléctrica

A. Desde los fotorreceptores, la información visual viaja por los nervios ópticos hacia el núcleo geniculado lateral (NGL) del tálamo, y desde allí, hacia la corteza visual primaria (V1). Las fibras nerviosas que forman los nervios ópticos se cruzan en el quiasma antes de llegar al tálamo, de modo que la parte izquierda del campo visual que vemos con la hemirretina temporal (zona más externa) del ojo derecho y la hemirretina nasal (más interna) del izquierdo se proyecta hacia la corteza del lado derecho (*línea roja*), y viceversa (*línea azul*).

B. Debido a la influencia del tronco encefálico (*verde*) y de las conexiones de retroalimentación que la corteza envía hacia el tálamo (*celeste*), el NGL opera como un filtro dinámico para la información visual que, desde la retina, se dirige a la corteza visual. La información dependerá del estado conductual del sujeto (despierto o dormido) y de las características y relevancia del estímulo. La ampliación del NGL detalla las entradas que reciben sus neuronas y vías de salida.



tidor del mensaje que le llega, limitándose a conservar su estructura espacio-temporal y evitando que haya pérdidas de unidades de información, para transmitirla sin mayor alteración a la siguiente etapa. Se podría argüir que, de ser así, nos podríamos haber ahorrado las conexiones celulares intermedias, puesto que bastaría enviar, directamente, un axón más largo que cubriera la distancia entre la periferia (retina) y la corteza. Lógicamente, eso cambiaría el diseño actual del sistema visual, pero no debería crear mayores problemas en cuanto a conectividad, dado que en otras partes del sistema nervioso existen conexiones que cubren distancias aún mayores.

Sin embargo, los hallazgos de los últimos veinte años nos muestran un panorama muy distinto. De considerarse un simple centro de transmisión, el tálamo ha pasado a convertirse en filtro dinámico, capaz de controlar la información que llega a la corteza visual dependiendo del estado conductual del sujeto (despierto o dormido) y de su nivel de atención.

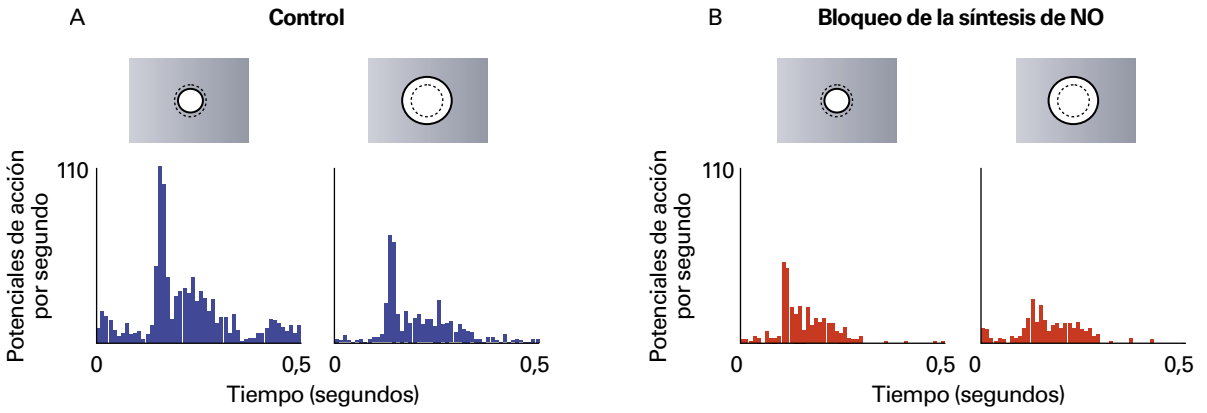
Si, de manera experimental, levantamos el párpado de un animal o un humano dormido y ponemos delante de su ojo una fotografía o un simple punto de luz, ¿qué ocurrirá en el sistema visual de nuestro sujeto? Detectaríamos que el estímulo luminoso pone en funcionamiento a las células de la retina, el mensaje llega al tálamo y desde allí se envía a la corteza visual, donde se reparte por múltiples áreas. ¿Significa eso que el sujeto ve? Estrictamente hablando, no. Aun cuando toda la maquinaria sensorial funcionase, el mensaje que llega a la corteza y que acarrea información sobre las características del estímulo (sea un punto de luz grande, pequeño, negro o rojo) no influye en la conducta del individuo, al no ser este consciente.

Ese filtrado dinámico que acontece en el tálamo se realiza de acuerdo con las conexiones que recibe desde el tronco encefálico y desde la propia corteza. A las células de proyección talámicas (células de relevo) llegan aferencias específicas (la información visual) y aferencias moduladoras. Para cumplir ese cometido, se sirven de diversos tipos de neurotransmisores que, en términos generales, modifican la mayor o menor facilidad de respuesta de las neuronas del tálamo, la especificidad con que responden ante un estímulo determinado y su modo de funcionamiento.

Para explicar el control sobre la información visual entrante hemos de dar respuesta a tres cuestiones básicas. En primer lugar, respecto al contenido de la información: ¿en qué consiste esa información específica (una zona de la imagen) que se analizará luego? En segundo lugar, ¿cuándo acontecen el tratamiento de esa

Modulación global de la actividad visual por un gas: el óxido nítrico

A lo largo del sistema visual encontramos neuronas que responden de forma selectiva a las características del estímulo: señalan la longitud, la velocidad o el color del mismo. Ya en etapas muy tempranas, como es el caso de la actividad en la retina o en el tálamo, se detecta la sensibilidad a determinadas características de la imagen. Cuando un sujeto mira la pantalla del ordenador y el experimentador presenta repetidamente un estímulo (*círculo*) del tamaño óptimo sobre el campo receptor de una neurona del núcleo geniculado lateral (NGL), se obtiene una respuesta vigorosa de la célula (*A*). Sin embargo, si el tamaño del estímulo es mayor, la respuesta decrece. Este tipo de actividad se halla controlada por las entradas moduladoras que arriban al tálamo. Si en el gato bloqueamos la producción de óxido nítrico (NO), que está ligada a las fibras nerviosas procedentes del tronco encefálico, la respuesta de las células disminuye ante la presentación de ambos estímulos (*B*). Es decir, el NO ejerce un control global de la ganancia, sin afectar a la especificidad del sistema.



información y la repercusión de una señal sobre otra que le sucede en el tiempo? Y, por fin, ¿cómo llegan los potenciales de acción (unidades de información) a las neuronas corticales?

La distinción en el modo de llegada importa, pues varía su efecto sobre la corteza. De esta manera, una actividad dominada por ráfagas (potenciales de acción agrupados) se relaciona con el sueño, situación en que la información sensorial pierde su relevancia conductual. Además, debido a las conexiones descendentes, la corteza puede modificar la actividad en el NGL y, con ello, facilitar determinadas respuestas a la vez que desactiva otras, dependiendo de la localización del estímulo en el espacio y otras circunstancias.

En resumen, en el tálamo se controla la información sensorial que llegará a la corteza. Ese control viene condicionado por el estado del sujeto (despierto o dormido), por la importancia relativa que un sentido tenga sobre los otros en un momento determinado y por la atención que preste el individuo a un estímulo concreto.

Óxido nítrico, sistema neuromodulador

En nuestro laboratorio hemos podido comprobar el efecto de algunos sistemas moduladores sobre la respuesta de las neuronas, tanto del NGL como de la V1. El sistema del óxido nítrico (NO) ha resultado ser especialmente interesante, tanto por su novedad (fuimos pioneros en su estudio en el sistema visual), como por sus características. Dentro de los neurotransmisores, el NO representa un caso atípico. Es un gas con gran capacidad de difusión y que no está sujeto a los mecanismos comunes de almacenamiento y liberación en las neuronas.

El NO constituye un neuromodulador ampliamente distribuido por el sistema nervioso que representa un sistema de comunicación intercelular novedoso y capaz de afectar a un gran volumen de tejido. Se trata de un mecanismo idóneo para regular de forma conjunta una cantidad notable de neuronas. De esta manera, este gas permite aumentar (y en algunos casos disminuir) de forma global la actividad de las neuronas, aunque sin influir en la especificidad de la respuesta. En otras palabras, una neurona que detecte con precisión el tamaño de un punto de luz pequeño y se active mucho menos cuando la magnitud del punto se duplica, verá afectada su respuesta en el número de potenciales de acción por segundo si alteramos la producción de NO, pero seguirá detectando preferentemente el punto pequeño, y no el grande.

Procedimiento experimental

En nuestros experimentos registramos la actividad eléctrica de las neuronas que se produce en el cerebro de un gato cuando se le presenta un estímulo visual al tiempo

que eyectamos localmente sustancias que nos permitían modificar, a voluntad, la actividad de los neurotransmisores que controlan el funcionamiento de las neuronas registradas.

Para la eyección aplicamos la técnica de la iontoforesis, que se basa en la repulsión de una molécula dotada de carga al aplicarle cargas eléctricas del mismo signo. Cuando en el monitor se presentaba un estímulo del tamaño adecuado sobre el campo receptor (un punto de luz que se enciende y se apaga), la neurona aumentaba su actividad; en cambio, la respuesta ante un estímulo mayor se mostró reducida (*véase recuadro* «Modulación global de la actividad visual por un gas: el óxido nítrico»). Ahora bien, si al mismo tiempo que aparecía el estímulo visual eyectábamos sobre la neurona L-nitro-arginina, una sustancia que inhibe la síntesis de NO, la actividad de la célula se reducía aproximadamente a la mitad para los dos tamaños del estímulo. Dicho de otro modo, el NO modula la excitabilidad de las células del NGL, ya que si reducimos la cantidad de NO disponible, las neuronas disminuyen de forma notable su tasa de actividad, aunque no cambian su especificidad.

¿Cuál podría ser la implicación funcional de lo que hemos descrito? Una conclusión resulta inmediata: el NO liberado facilita la transmisión de la información visual que proviene de la retina y se dirige a la corteza.

Podríamos considerar el NO como un sistema amplificador análogo al control de un equipo de alta fidelidad. Al aumentar la ganancia, se obtiene una señal de mayor amplitud, sin modificar las distintas frecuencias de la señal. Esto nos lleva a otra importante consideración funcional: el sistema de control basado en el NO podría constituir un mecanismo idóneo en las situaciones de atención, o incluso en el tránsito del sueño a la vigilia.

En relación con este último punto, el NO representa una sustancia con características óptimas para operar como modulador global de los estados de consciencia. Su capacidad de difusión le permite actuar en un amplio volumen de tejido. Se ha estimado, mediante modelos teóricos, que desde un único punto de producción (un botón sináptico de una neurona, por ejemplo) puede cubrir una esfera de 200 micras de diámetro, lo que incluye alrededor de dos millones de sinapsis.

Ciclo sueño-vigilia

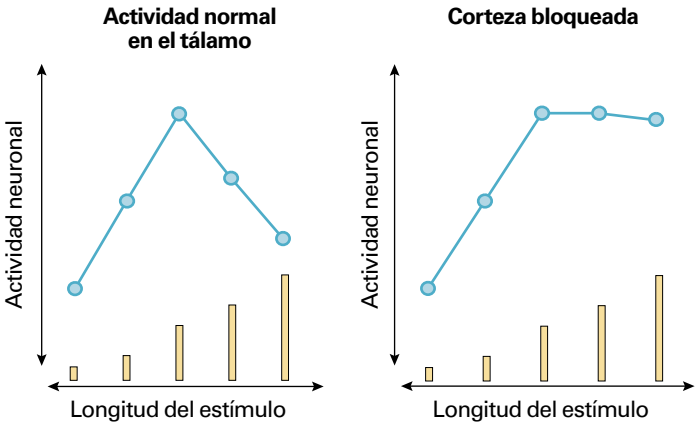
No resulta sorprendente que la inyección de inhibidores de la síntesis de NO en animales de experimentación afecte al ciclo sueño-vigilia y la reacción de despertar. De hecho, nuestros resultados sugieren que, lo mismo en el tálamo que en la corteza, el NO colabora con otros neurotransmisores (entre ellos, la acetilcolina) para controlar los patrones de actividad eléctrica cerebral característicos del ciclo sueño-vigilia y el paso de uno a otro. Lo hace en razón de su capacidad para modificar la actividad rítmica de las neuronas.

Según observamos en el laboratorio, la actividad espontánea registrada en una neurona de la corteza visual de un gato bajo anestesia (situación experimental que presenta ciertas analogías con el sueño profundo) variaba a lo largo del tiempo. Por lo común, la célula tiende a elevar su actividad de forma rítmica; pero dicho tipo de actividad desaparecía cuando se aplicaba una sustancia que libera óxido nítrico (DEA-NO). Mediante el NO logramos aumentar la actividad neuronal y modificar la actividad rítmica, los dos criterios fundamentales para relacionar funcionalmente un neurotransmisor/neuromodulador con la transición sueño-vigilia.

De tal observación se desprende que, cuando el cerebro se despierta, ya sea tras una siesta, una larga noche

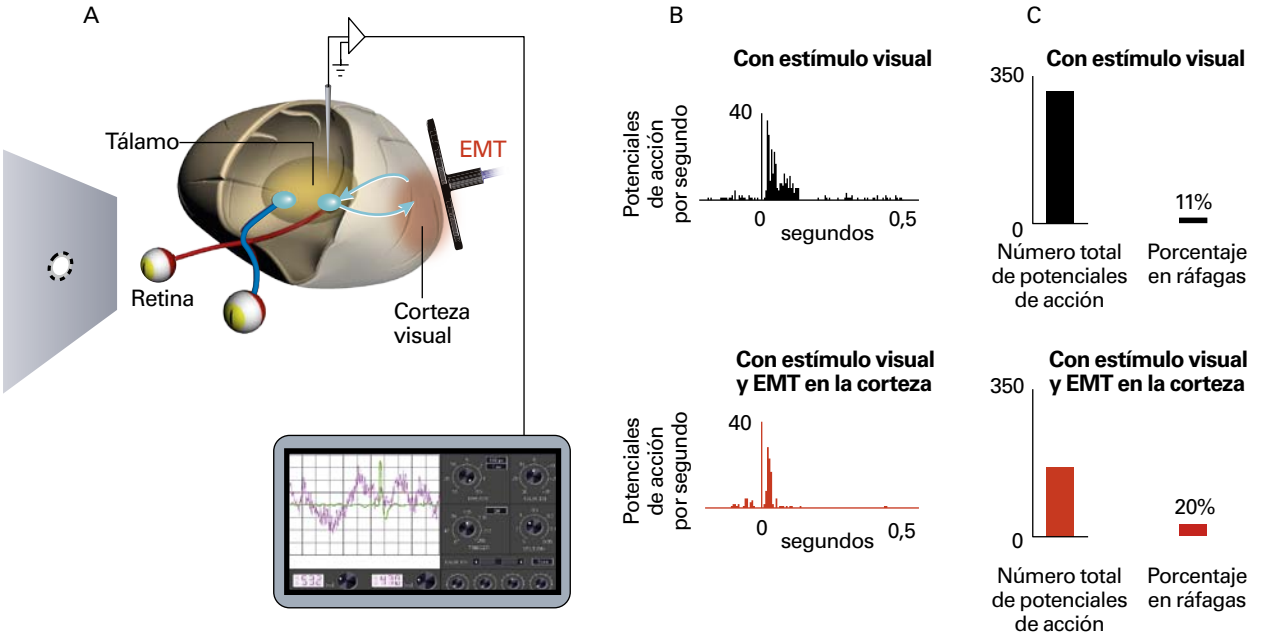
La corteza cerebral modula la actividad talámica

La corteza visual controla la actividad de las células del tálamo y es responsable de determinadas respuestas específicas ante los estímulos visuales. Por ejemplo, en la selectividad a la longitud. Cuando el estímulo es una barra de luz que se mueve sobre el campo receptor, la neurona aumenta su descarga hasta un valor determinado (longitud óptima del estímulo); a partir de ahí, y ante barras más largas, la actividad neuronal decrece. Es decir, la célula señala selectivamente un tamaño del estímulo, lo que puede ser muy útil para la detección de bordes y de formas. Por otra parte, cuando suprimimos la actividad de la corteza visual, desaparece la selectividad a la longitud en el tálamo.



¿Qué sucede cuando se suprime la actividad de la corteza visual?

Para saber cómo la corteza visual primaria influye sobre el comportamiento de las células del tálamo, se bloquea transitoriamente la corteza visual del individuo mediante la aplicación de estimulación magnética transcraneal (ETM), mientras se le presentan estímulos visuales (*A*). Al mismo tiempo se registra la actividad de las células talámicas. Ello produce un cambio (*B*): la tasa de actividad de la neurona disminuye. Pero un análisis más detallado revela un efecto más. El modo de excitación de la neurona del tálamo también se altera; en concreto, el porcentaje de potenciales de acción agrupados (ráfagas) aumenta (*C*).



de descanso o en medio de una conferencia aburrida, la liberación de NO modifica el estado funcional de las neuronas alterando su ritmicidad y volviéndolas más activas. Si tal es lo que acontece en verdad, podríamos aventurar una predicción muy simple: los cambios que hemos descrito para las neuronas del tálamo en relación con el NO deberían también advertirse en amplios territorios de nuestra corteza cerebral. Desde hace tiempo se sabe que, cuando un sujeto despierta, su actividad cortical cambia, según revela el electroencefalograma. Y eso es lo que sucede.

La estimulación eléctrica del prosencéfalo basal, cuyas células inervan la corteza, produce un cambio drástico sobre la actividad. Ese cambio, que se registra con electrodos implantados en la superficie del cerebro del gato, va parejo a la liberación de NO; al bloquear su síntesis, el efecto desaparece. Llegados a este punto, es difícil sustraerse a una imagen en la que el despertar cortical, con lo que ello implica de aumento en la actividad de las neuronas y, en general, de cambio en el funcionamiento del cerebro, está relacionado con la producción de un gas. A ese fenómeno lo hemos denominado soplo del óxido nítrico.

Retroproyecciones

Dejemos por un momento la corteza cerebral y volvamos al tálamo y a los sistemas que controlan el paso de información. Como decíamos al principio, el tálamo envía fibras nerviosas hacia la corteza visual primaria, que, a su vez, envía una masiva proyección «de vuelta» hacia el tálamo. Esta proyección supera ampliamente en número a cualquiera de las otras entradas que llegan al tálamo y, paradójicamente, es la menos comprendida en cuanto a su función en el procesamiento visual. ¿Cuál es su misión? La pregunta cobra todavía mayor sentido si pensamos que los «caminos de vuelta» no son exclusivos del bucle tálamo-corteza, sino que, en los sistemas sensoriales, cada núcleo o área cortical, que envía información a otro colocado en un nivel jerárquico superior, recibe de este una proyección hacia atrás. Semejante proceder sugiere un nuevo, y controvertido, sistema de control, que según algunos autores ha de relacionarse con los fenómenos de atención selectiva.

Mediante la atención selectiva, determinadas zonas del cerebro que poseen una representación compleja del mundo exterior (por ejemplo, la detección de un objeto y de su movimiento en un lugar preciso del campo visual)

influyen sobre otras áreas de inferior jerarquía, donde se representan aspectos más elementales de lo que vemos (líneas que definen la forma del objeto, entre otras).

En el caso que nos ocupa, la V1 se encuentra en una posición de privilegio para controlar el paso de la información a través del NGL. Facilita determinadas respuestas, a la vez que desactiva otras, según el lugar y el momento del estímulo.

Volviendo a la analogía con el equipo de alta fidelidad, la corteza representaría un ecualizador dinámico que de manera continua se está ajustando para destacar aquello que nos interesa en cada momento. Nuestro grupo y el de Adam Sillito, del Instituto de Oftalmología de Londres, han encontrado pruebas sólidas de ello.

Según se ha comprobado en un gato, la corteza cerebral modula la actividad talámica. Al exponer al animal a la visión de barras blancas de distintas longitudes que se mueven sobre un fondo oscuro, se aprecia de inmediato la preferencia de la célula del tálamo por un determinado tamaño de barra, el que evoca una respuesta más vigorosa (mayor número de potenciales de acción por segundo). Esta propiedad de sensibilidad a la longitud del estímulo (*length tunning*) fue descrita en la corteza visual hace más de cincuenta años por David Hubel (1926-2013) y Torsten Wiesel, científicos galardonados con el premio Nobel de fisiología y medicina en 1981. La novedad de nuestra investigación estriba en que, como ya hizo en su día Sillito, la detectamos en el tálamo y demostramos que depende del buen funcionamiento de la corteza. Cuando aplicamos localmente una sustancia que bloquea las sinapsis que provienen de V1 y contactan con la célula talámica (en concreto, suprimimos la respuesta de un receptor específico transmisor de la actividad cortical, el mGluR1), la capacidad de la neurona para detectar una determinada longitud del estímulo se pierde; en adelante, todas tienen la misma «relevancia». Al anular la corteza, hemos perdido la capacidad de realzar una parte de la imagen.

Corteza y tálamo

La influencia cortical sobre el tálamo, mucho más compleja, se extiende a otras propiedades de la respuesta de las células. Lo que ahora vemos está influido por lo que vimos antes. Los trabajos que hemos realizado demuestran que la proyección cortical modula la respuesta de las células talámicas de una forma duradera en el tiempo, modulación que dependerá de la estimulación previa. Ese efecto desaparece en cuanto inactivamos la corteza. Según parece, en condiciones de actividad normal, la corteza podría estar modificando de una manera dinámica y continuada lo que el tálamo le transmite, en función de la «historia temporal» de los estímulos visuales.

Si aplicamos la técnica de estimulación magnética transcraneal (EMT), inactivamos transitoria y reversiblemente la corteza visual y observamos el comportamiento de las neuronas talámicas. Cuando suprimimos la actividad de la corteza, las neuronas del tálamo limitan también su actividad. No solo eso. El efecto resulta más sutil y se manifiesta a través de un cambio en el estado funcional de cada célula. En este caso, el estado se refiere a su modo de excitación. Estas células pueden enviar sus mensajes en forma de potenciales de acción agrupados (ráfagas) o sin aparente relación temporal (tónicos). El mensaje que llega a la corteza es distinto y tiene un impacto diferente sobre la función cortical; de hecho, se ha demostrado que la llegada de potenciales de acción consecutivos dentro de una determinada ventana temporal (como ocurre con las ráfagas) tiene un alto porcentaje de probabilidades de conseguir la activación de las neuronas corticales.

Digamos que la fonética neuronal, entendida en nuestro símil como los principios que regulan la organización de los elementos del lenguaje de las neuronas, cambia de acuerdo con la acción de la corteza. Al aplicar EMT en la corteza y disminuir la actividad de las neuronas corticales, cambia el porcentaje de respuesta de la neurona en forma de ráfagas ante un estímulo visual.

La importancia de las conexiones de retroalimentación en la visión no acaba en las descritas. La percepción visual se elabora en múltiples áreas corticales que, además, se encuentran interconectadas entre sí; de esta manera, la información se procesa en conjunto.

Nuestra percepción del mundo ha de ser global y coherente. A nadie le agradaría observar una escena en donde los elementos componentes se hallaran disgregados, un objeto se percibiese sin su color o no se pudiese distinguir entre una silla y la persona que la ocupa. El proceso final de esta actividad conjunta constituye la consciencia visual del mundo. Estamos comenzando a entender cómo se relacionan funcionalmente las distintas áreas entre sí. ★

Artículo publicado en *Mente y Cerebro* n.º 41

PARA SABER MÁS

Una visión del cerebro. S. Zeki. Ariel, 1995.

El tálamo: Una puerta dinámica a la percepción. F. J. Cudeiro Mazaira y J. C. Rivadulla Fernández en *Revista de Neurología*, vol. 34, n.º 2, págs. 121-130, enero de 2002.

Looking back: Corticothalamic feedback and early visual processing. J. Cudeiro y A. M. Sillito en *Trends in Neurosciences*, vol. 29, n.º 6, págs. 298-306, 2006.

¿Cómo se despierta el cerebro? El soplo del óxido nítrico. J. Mariño y J. Cudeiro en *Revista de Neurología*, vol. 42, n.º 9, págs. 535-541, 2006.

Always returning: Feedback and sensory processing in visual cortex and thalamus. A. M. Sillito, J. Cudeiro y H. E. Jones en *Trends in Neurosciences*, vol. 29, n.º 6, págs. 307-316, junio de 2006.

MOVIMIENTOS MICROSACÁDICOS Considerados antaño meros tics nerviosos, ciertos movimientos inconscientes de los ojos son en buena medida responsables de nuestra capacidad de ver. Estos movimientos minúsculos podrían incluso revelar pensamientos subliminales

Las ventanas de la mente

SUSANA MARTINEZ-CONDE Y STEPHEN L. MACKNIK

Mientras lee esta página, sus ojos se mueven rápidamente de izquierda a derecha en pequeños saltos, puestas en su foco una palabra tras otra. Cuando usted observa el rostro de una persona, sus ojos van, también, de aquí para allá, descansando momentáneamente en un ojo, el otro ojo, la nariz, la boca y otras facciones. Con un poco de introspección, usted puede detectar esa flexión frecuente de los músculos de sus ojos mientras inspecciona una página, rostro o escena.

Pero estos movimientos amplios y voluntarios de los ojos, movimientos sacádicos, constituyen solo una parte pequeña del ejercicio diario que realizan los músculos oculares. Sus ojos *nunca* dejan de moverse, ni siquiera cuando parecen fijos en la nariz de una persona o en un velero que navega por el horizonte. Cuando los ojos se fijan en algo, lo que hacen durante el 80 por ciento del tiempo que permanecemos despiertos, siguen en realidad saltando y tremolando imperceptiblemente. Y lo hacen de una manera que resulta crítica para la visión. Si usted pudiese detener tales movimientos minúsculos cuando fija la mirada, desaparecerían de su vista las escenas estáticas.

Pero hasta fecha reciente los científicos no habían reparado en la importancia de tales movimientos de «fijación» visual. A lo largo de cincuenta años se vino debatiendo si los movimientos involuntarios de fijación visual de mayor tamaño, los movimientos microsacádicos, cumplían alguna función. Hubo incluso quien sostuvo que los movimientos microsacádicos podrían perjudicar la visión, haciéndola más borrosa. Pero el trabajo de uno de los autores (Martinez-Conde) en el Instituto Barrow de Neurología en Phoenix, Arizona, ha aportado el argumento más convincente de que este minúsculo deambular de los ojos separa la visión de la ceguera cuando una persona observa un mundo estacionario.

En síntesis: Actividad constante

1 Cuando los ojos se fijan en un objeto, continúan saltando y temblando de forma imperceptible. Este fenómeno resulta decisivo para la visión.

2 Los movimientos de fijación visual de mayor tamaño y velocidad son los llamados movimientos microsacádicos. Según se ha comprobado, estos producen visibilidad cuando las personas fijan la mirada.

3 Los movimientos microsacádicos también pueden arrojar luz sobre los pensamientos subliminales de las personas: su dirección se halla sesgada hacia los objetos que nos atraen de forma inconsciente.

JENS NIETHIZEFA/CORBIS (*fotografía*); JEN CHRISTIANSEN (*montaje*)

Al propio tiempo, los movimientos microsacádicos están ayudando a los neurocientíficos a descifrar el código que el cerebro utiliza para crear la percepción consciente del entorno. Durante los últimos años, los autores y otros investigadores han detectado patrones de actividad nerviosa muy ilustrativos que guardan correlación con esos movimientos, que, así pensamos, dan lugar a la mayor parte de nuestra percepción. Más aún, los movimientos microsacádicos pueden abrir una ventana a la mente. No se dan al azar, sino que pueden apuntar hacia donde su mente se polariza en secreto —aun cuando la mirada se dirija a otro lugar— y revelar, en consecuencia, pensamientos y deseos ocultos.

Cansancio por la reiteración de lo mismo

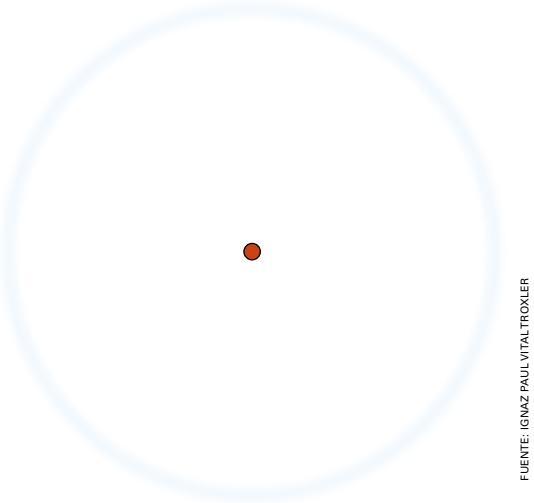
Que los ojos se mueven constantemente es algo sabido desde hace siglos. En 1860, Hermann von Helmholtz señalaba ya que el mantener los ojos inmóviles constituía un propósito harto difícil y sugería que el «deambular de la mirada» evitaba el cansancio de la retina, integrada por varias capas de células en el fondo del ojo.

El sistema nervioso de los animales ha evolucionado para detectar los cambios en el entorno. Descubrir las diferencias resultaba ventajoso para la supervivencia. Un movimiento en el campo visual puede indicar que un depredador se aproxima o que la presa se escapa. Tales cambios hacen que las neuronas visuales respondan con impulsos electroquímicos. Los objetos inmóviles no presentan de ordinario amenaza alguna, razón por la cual los cerebros de los animales —y sus sistemas visuales— no evolucionaron en el sentido de su detección. Las ranas corresponden a un caso extremo. Una mosca posada en la pared resulta invisible para una rana, tal como lo son todos los objetos estáticos. Pero una vez que la mosca emprende el vuelo, la rana la detecta de inmediato y la captura con su lengua.

Las ranas no ven objetos inmóviles porque, como ya propuso Helmholtz, un estímulo inmutable provoca que las neuronas visuales adapten sus respuestas y vayan remitiendo estas de forma gradual hasta desaparecer. La adaptación neural ahorra energía, aunque impone también límites en la percepción sensorial. Las neuronas humanas se adaptan al objeto fijo, pero nuestro sistema visual detecta objetos inmóviles mucho mejor que el de la rana, pues los ojos humanos crean su propio movimiento. Los movimientos de fijación visual desplazan la totalidad de la escena que vemos a través de la retina, lo que desencadena la acción de las neuronas visuales y contrarresta la adaptación neural. De ese modo se previene el desvanecimiento visual de los objetos estáticos.

Micromovimientos oculares

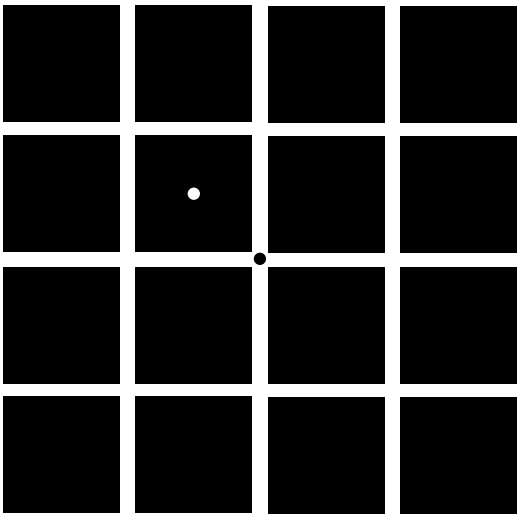
Estas tres ilustraciones muestran algunos de los efectos ópticos que producen los movimientos de fijación visual, a menudo inconscientes.



FUENTE: IGNAZ PAUL VITAL TROXLER

Test de Troxler

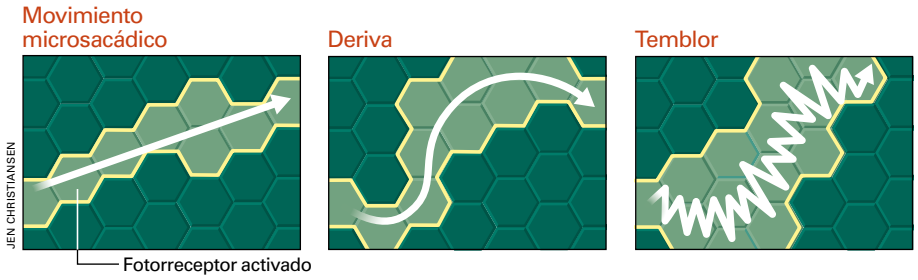
En 1804, Ignaz Paul Vital Troxler descubrió que, al fijar la mirada de forma deliberada, se desvanecían las imágenes estacionarias de su alrededor. Para producir ese efecto, fije la mirada en el punto rojo mientras presta atención al círculo azul pálido. El círculo no tarda en desaparecer; el punto rojo aparece situado contra un fondo blanco. Mueva los ojos; el círculo azul reaparecerá de inmediato.



FUENTE: «A SIMPLE AFTER IMAGE METHOD DEMOSTRATING THE INVOLUNTARY MULTIDIRECTIONAL EYE MOVEMENTS DURING FIXATION», POR F. J. VERHEIJEN EN *JOURNAL OF MODERN OPTICS*, VOL. 8, N.º 4, PÁGS. 309-312, OCTUBRE DE 1961; TAYLOR AND FRANCIS LTD.

Así se mueven sus ojos

Un método para «ver» sus movimientos de fijación visual. Fije la vista en el punto central de color negro durante un minuto; a continuación, dirija la mirada al punto blanco sobre la casilla negra adyacente. Observe que la post-imagen oscura del entrerrejado blanco se halla en constante movimiento, un efecto que resulta de los movimientos oculares que se producen durante la fijación visual.



Los movimientos de fijación visual, incluidos los microsacádicos (*líneas rectas*), la deriva (*líneas onduladas*) y el temblor (*zigzag superpuesto sobre la deriva*), transportan la imagen visual sobre el mosaico de fotorreceptores de la retina.

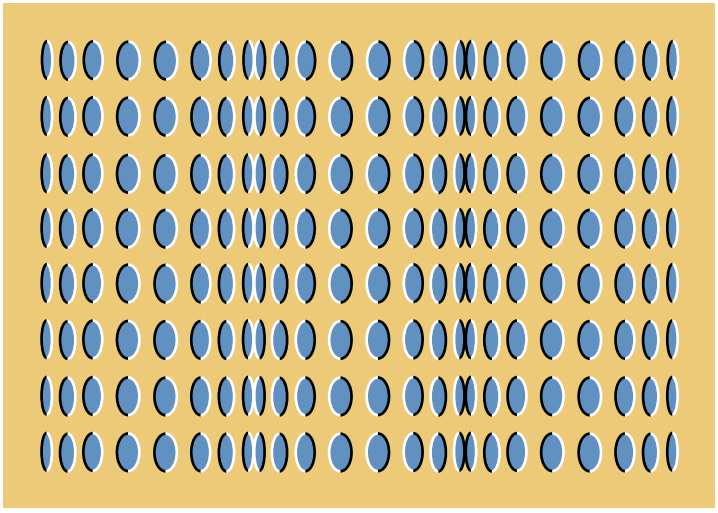
En 1804, Ignaz Paul Vital Troxler describió el primer fenómeno de desvanecimiento visual en humanos relacionado con una caída de los movimientos de fijación visual. Troxler observó que el enfoque deliberado de la mirada sobre un objeto provocaba que las imágenes estacionarias circundantes se desvanecieran de forma gradual. Tal desvanecimiento ocurre a diario, puesto que el enfoque consciente de la mirada en un objeto provoca la reducción o enlentecimiento de los movimientos de fijación visual, que pierden entonces eficacia fuera del área de enfoque. Basta entonces una pequeña disminución de la frecuencia y tamaño de los movimientos oculares para que se registre una grave merma en la visión. Tal deterioro suele ser imperceptible, dado que no prestamos atención a las zonas invisibles del campo visual; en su lugar nos concentramos en lo que tenemos directamente enfrente.

La supresión absoluta de todos los movimientos oculares solo puede llevarse a cabo en el laboratorio. A principios de los años cincuenta del siglo pasado, varios equipos de investigación lo consiguieron. Montaron un proyector de diapositivas diminuto sobre una lente de contacto y fijaron luego la lente al ojo de una persona mediante un mecanismo de succión. Con semejante artilugio, el sujeto observaba la imagen proyectada a través de la lente, que se movía con el ojo. Esa técnica de estabilización retiniana logra que la imagen permanezca estacionaria con respecto al ojo, lo que permite que las neuronas visuales se adapten y la imagen se desvanezca. Hoy en día se obtiene ese mismo efecto midiendo los movimientos oculares con una cámara de vídeo. La información sobre la posición de los ojos se transmite a un sistema de proyección, que mueve la imagen con los ojos.

A finales de los años cincuenta, los investigadores aislaron una función de los movimientos microsacádicos: tras suprimir todos los movimientos de los ojos en el laboratorio, incluidos los sacádicos voluntarios de mayor tamaño, superpusieron movimientos similares a los microsacádicos y encontraron que estos movimientos restablecían la percepción. Otros equipos de investigadores, sin embargo, obtuvieron diferentes resultados: la adición de movimientos microsacádicos, tras paralizar los movimientos de los ojos, constituyó una estrategia estéril. Discernir cuál de los resultados respondía a la realidad no fue fácil, ya que ninguna de las técnicas empleadas para estabilizar la retina era perfecta. Piénsese que una lente de contacto conectada al ojo puede resbalar y deslizarse, con los consiguientes movimientos residuales de los ojos. Lo cierto es que no pudo averiguarse si los resultados experimentales se debían a los movimientos residuales mencionados o a los microsacádicos que se habían superpuesto sobre la imagen.

¿Tics nerviosos?

Durante esa misma época, se identificaron otros dos tipos de movimientos de fijación visual: deriva y temblor. La deriva designa un movimiento lento y errático que se produce en los intervalos entre movimientos microsacádicos, celerísimos y lineales. El temblor, una oscilación diminuta y rápida, se superpone a la deriva. Los micro-



FUENTE: AKIYOSHI KITAOKA, ©2004

Movimiento ilusorio

Pasee la vista sobre el patrón superior; le parecerá que los tres «rodillos» rotan. Si fija la mirada sobre uno de los círculos azules del centro de la imagen, el movimiento ilusorio se enlentecerá o cesará por completo. Dado que la fijación de la mirada detiene el movimiento ilusorio, los autores suponemos que los movimientos de fijación visual pueden ser necesarios para percibirlo, aunque de momento se desconoce el modo en que operan.

Vasos que se desvanecen

David Coppola y Dale Purves, de la Universidad Duke, mostraron que los vasos sanguíneos de la retina, que son estacionarios con respecto a cada ojo, pueden desvanecerse de nuestra visión en solo 80 milisegundos. Puede comprobarlo usted mismo. Cierre los ojos mientras apoya ligeramente una pequeña linterna (atención: que no sea demasiado brillante) contra el lado de uno de sus ojos. Si mueve la linterna rápidamente contra el párpado, quizá vislumbre, por breve tiempo y con su visión periférica, los vasos sanguíneos de la retina. Repare en la rapidez con que se desvanecen de la vista. La adaptación neural tiene lugar en todos los sentidos, tacto incluido. Por ejemplo, usted puede notar los zapatos al ponérselos por la mañana, pero esa sensación desaparece al cabo de un rato. Si mueve los dedos de los pies, volverá a sentir los zapatos. Del mismo modo, los movimientos de fijación visual desplazan las imágenes sobre la retina constantemente, con lo que su visión nunca se desvanece.

STEVE ALLEN/BRAND X/CORBIS

sacádicos, los movimientos de fijación visual de mayor entidad, transportan la imagen a través de docenas o centenares de fotorreceptores (células detectoras de luz), incluidos los conos, para una detallada visión en color, y los bastones, para la visión periférica y en condiciones de baja luminosidad. El temblor constituye el menor de todos los movimientos de fijación visual; el desplazamiento del ojo no es mayor que el tamaño de una de esas células. Sin embargo, no entendemos todavía la función de cada uno de los movimientos de fijación visual.

De hecho, durante decenios, muchos expertos cuestionaron que los movimientos de fijación visual —sobre todo los microsacádicos, que habían sido objeto de la mayoría de las investigaciones— desempeñaran una función en el mantenimiento de la visión. Los críticos objetaron que algunos individuos podían suprimir sus movimientos microsacádicos durante un par de segundos sin que se desvaneciera su visión central. (Puede usted comprobarlo a través del test de Troxler: cuando suprime sus movimientos microsacádicos de forma transitoria, el anillo se desvanece, pero el punto rojo central permanece visible. Los individuos suspenden sus movimientos microsacádicos de forma natural al llevar a cabo tareas de alta precisión, como disparar un rifle o enhebrar una aguja. En 1980, Eileen Kowler y Robert M. Steinman, de la Universidad de Maryland, llegaron a la conclusión de que los movimientos microsacádicos no servían para nada; se trataría, en su opinión, de un «mero tic nervioso».

Así quedaron las cosas hasta finales de los años noventa, cuando comenzó a investigarse qué tipo de respuestas neuronales, de haber alguna, podrían generarse en el ojo y en el cerebro ante los movimientos de fijación visual. En 1997, junto con el premio nóbel David Hubel, de la Universidad de Harvard, comenzamos una serie de experimentos en los que entrenamos a monos a fijar la mirada en un punto que aparecía en el monitor de un ordenador; en otro lugar de la pantalla se presentaba además una barra de luz estacionaria. Mientras los simios observaban el punto, registramos los movimientos de sus ojos y la actividad eléctrica de las neuronas del núcleo geniculado lateral (NGL) en el cerebro medio y de la corteza visual primaria en la parte posterior del cerebro. En cada experimento, situamos la barra en el lugar que elicitaría óptimas respuestas eléctricas —en forma de impulsos llamados espigas— en las neuronas registradas.

Los resultados de estos experimentos, publicados en 2000 y 2002, mostraron que los movimientos microsacádicos aumentaban la frecuencia de impulsos neurales que se generaban en neuronas del NGL y la corteza visual, por medio del desplazamiento de estímulos estacionarios (la barra de luz), dentro y fuera del campo receptor de la neurona, la región del espacio visual que activa la neurona en cuestión. Ese descubrimiento reforzó la tesis del papel importante que los movimientos microsacádicos desempeñaban en la prevención del desvanecimiento visual y en el mantenimiento de la imagen visible. Y dando por supuesto ese papel para los movimientos

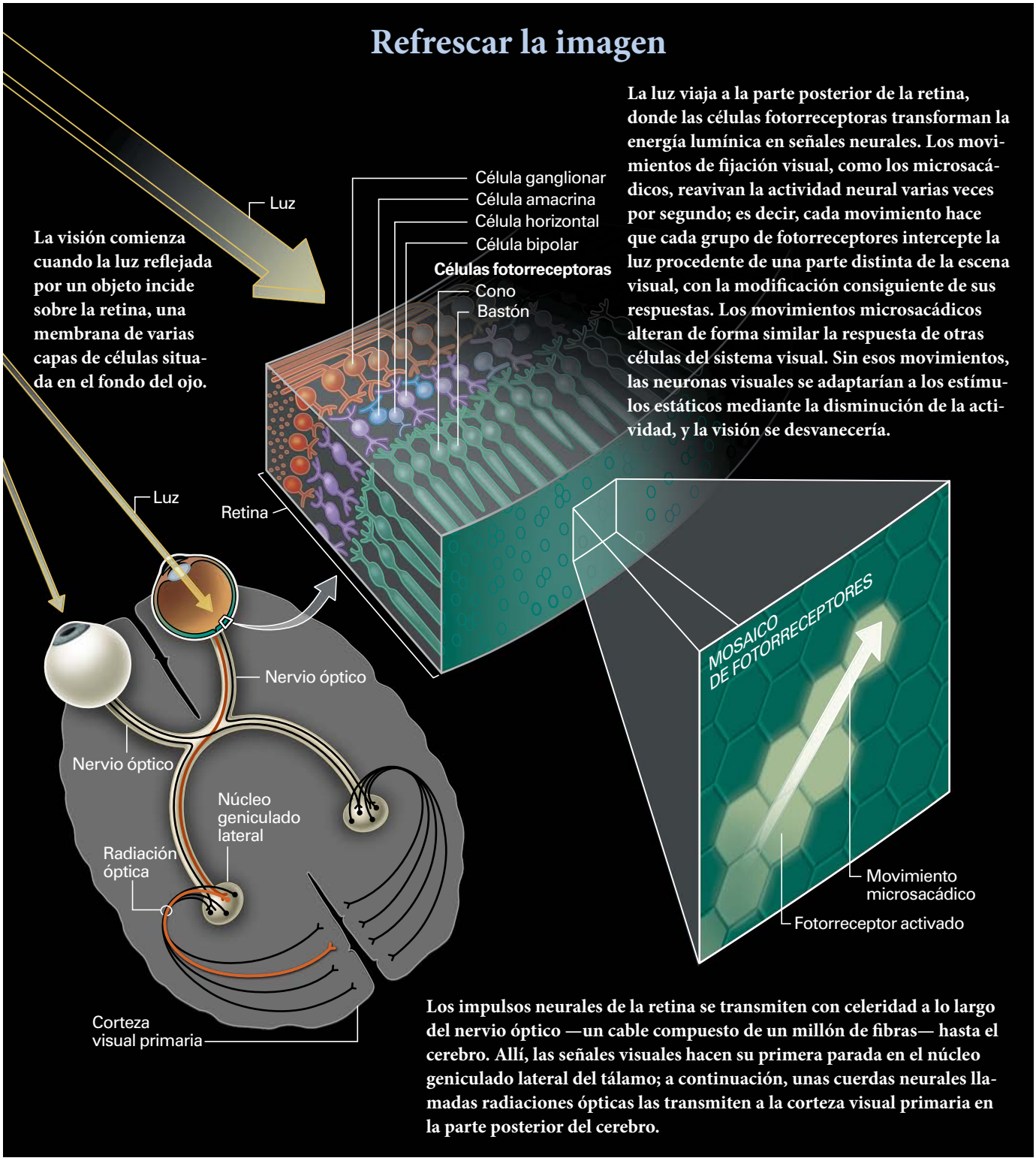
LOS AUTORES

Susana Martinez-Conde y Stephen L. Macknik son profesores de oftalmología, neurología, fisiología y farmacología en el Centro Médico de la Universidad estatal de Nueva York.

microsacádicos, nuestra investigación neurológica comenzó a descifrar el código para la visibilidad. En los ensayos con monos, observamos que los movimientos microsacádicos iban asociados a rápidas ráfagas de espigas de las neuronas del cerebro y no a espigas aisladas, de lo que cabía inferir que las ráfagas de espigas eran una señal cerebral de que algo es visible.

Se resuelve el caso

Otros investigadores hallaron también que los movimientos microsacádicos promovían respuestas neuronales en cada parte del sistema visual examinada. Persistía, sin embargo, una sombra de confusión en el campo, la que arrojaban los resultados contradictorios de los experimentos de estabilización retiniana, que cuestio-



JEN CHRISTIANSEN

naban la importancia de los movimientos microsacádicos para la visión.

Así las cosas, hace escasos años, nos decidimos, en el Instituto Barrow de Neurología, a abordar la medición directa de la relación entre movimientos microsacádicos y visibilidad, recurriendo a una técnica completamente diferente. Solicitamos de los voluntarios participantes en los ensayos que ejecutaran una versión de la tarea de desvanecimiento visual de Troxler. En concreto, debían fijar la mirada en un punto, mientras apretaban o soltaban un botón si veían o no un estímulo visual estático. El estímulo se desvanecería y reaparecería mientras cada voluntario fijaba más o menos su mirada, de forma natural, en momentos específicos durante el transcurso del ensayo. Mientras se acometía la tarea, medimos los movimientos de fijación visual de cada participante con un sistema de vídeo de alta precisión.

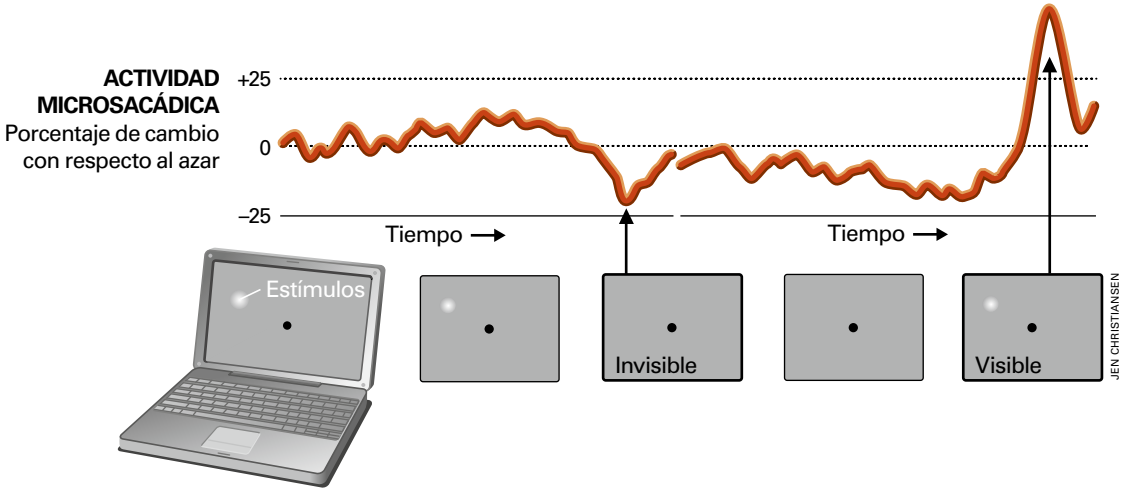
De acuerdo con nuestras previsiones, los movimientos microsacádicos de los voluntarios menguaron en número, tamaño y celeridad, justo antes de desvanecerse el estímulo. Nos indicaba ello que la ausencia de movimientos microsacádicos —o la presencia de movimientos microsacádicos pequeños y lentos— originaba la adaptación y el desvanecimiento visual. En coherencia también con nuestra hipótesis, los movimientos microsacádicos aumentaron en número, magnitud y celeridad justo antes de reaparecer el estímulo periférico. Estos resultados, publicados en 2006, demostraban que los movimientos microsacádicos generaban visibilidad cuando los voluntarios trataban de fijar la mirada en una imagen; demostraban, además, que los movimientos microsacádicos más veloces y de mayor tamaño eran los más eficaces para dicho propósito. Y dado que los ojos permanecen fijos la mayor parte del tiempo —descansan entre movimientos sacádicos voluntarios de cierta entidad—, los movimientos microsacádicos resultan decisivos para la percepción visual.

Este trabajo no solo reviste una importancia teórica, sino que puede también tener implicaciones terapéuticas. Una mejor comprensión de la función de los movimientos de fijación visual en la visión puede arrojar luz sobre trastornos y condiciones que degraden tales movimientos. Por ejemplo, la falta de movimientos de fijación visual puede ser consecuencia de la parálisis de los nervios oculomotores, que controlan la mayoría de los movimientos de los ojos. Movimientos de fijación visual anormales son habituales en la ambliopía, u «ojo vago», una pérdida de la visión de detalle que no conlleva ninguna patología detectable, y es causa principal de ceguera en uno de los dos ojos en pacientes de 20 a 70 años. En la ambliopía grave, la deriva excesiva y la escasez de movimientos microsacádicos pueden dar lugar al desvanecimiento de objetos e incluso de grandes porciones de la escena visual durante la fijación.

En la visión normal, el sistema oculomotor debe alcanzar un delicado equilibrio entre un exceso de movimientos de fijación visual (que llevarían a una visión borrosa e inestable durante los períodos de fijación) y una penuria de movimientos de fijación (causante del desvanecimiento visual). Comprender el modo en que el sistema de movimiento de los ojos alcanza tal equilibrio podría un día permitir que los oftalmólogos recalibrasen

Ver con los movimientos microsacádicos

En un experimento, los autores demostraron que los movimientos microsacádicos generaban visibilidad cuando las personas fijaban la mirada. Solicitaron a los voluntarios que fijasen la vista en un punto de la pantalla de un ordenador (*fila de cajas*); de ese modo, un estímulo periférico estacionario se desvanecía de su visión, para volver a aparecer a continuación. Justo antes de desvanecerse el estímulo, los movimientos microsacádicos de los observadores decaían y se tornaban más lentos; justo antes de reaparecer el estímulo, estos movimientos oculares multiplicaban de nuevo su frecuencia (*gráfica*).



BRIAN MARANAN PINEDA

Mediante el seguimiento de los movimientos microsacádicos, los expertos determinan si en la escena visual hay algo que resulte secretamente atractivo para la atención de una persona, aun cuando esta mire hacia otro lugar.

el sistema, si falla. Son cuantiosos los trastornos que repercuten en los movimientos de fijación visual. De ahí el atractivo de ese campo para la investigación, hasta ahora apenas explorado.

Leer la mente

El interés de los movimientos microsacádicos trasciende el dominio de la visión. Estos pequeños movimientos de los ojos pueden además contribuir a revelar pensamientos subliminales de una persona. Los psicólogos han descubierto que, aun cuando uno fije la mirada, su atención visual puede inconscientemente desplazarse hacia objetos que atraen su interés. Ciertos trabajos recientes sugieren que los movimientos microsacádicos revelan tales objetos de atracción, ya que su dirección, lejos de ser completamente aleatoria, puede apuntar exactamente a los objetos en cuestión, no importa que estemos mirando hacia otro sitio.

Ziad M. Hafed y James J. Clark, de la Universidad McGill, solicitaron a los voluntarios de sus ensayos que dirigieran los ojos hacia un punto central de la pantalla de un ordenador y, al mismo tiempo, prestaran atención a un punto periférico que cambiaba de color al final de cada tarea. Los voluntarios debían indicar el cambio de color. En 2002 Hafed y Clark publicaban que la dirección de los movimientos microsacádicos de los sujetos estaba sesgada hacia su verdadero foco de atención, a pesar de que los voluntarios estuvieran mirando hacia otro sitio. Tal hallazgo indicaba no solo que los movimientos microsacádicos podían remitir a los pensamientos ocultos de la gente, sino también que los cambios secretos de atención controlaban la dirección de los movimientos microsacádicos.

En otro experimento, Ralf Engbert y Reinhold Kliegl, de la Universidad de Potsdam, hallaron que la frecuencia de los movimientos microsacádicos indicaba la presencia de algo que atraía secretamente la atención de una persona. La aparición repentina de un estímulo óptico en la periferia del campo visual del voluntario, informaron en 2003, causaba primero una breve caída en la tasa de movimientos microsacádicos, seguida por un rápido rebote en el que la frecuencia de los movimientos microsacádicos excedía la normal. Además, los movimientos microsacádicos que detectaron estaban sesgados hacia la dirección del estímulo desencadenante. Del trabajo de los autores alemanes se desprende que la frecuencia y la dirección de los movimientos microsacádicos indicarían cambios repentinos en el entorno que atraen la atención de una persona, aun cuando no centre su mirada en tales cambios.

Por tanto, no importa que usted intente desviar los ojos de la última porción de tarta sobre la mesa, ni de ese hombre o mujer tan atractivos al otro extremo de la estancia; la tasa y dirección de sus movimientos microsacádicos traicionarán su foco de atención. Sin embargo, esta traición no es algo que deba preocuparle. En el laboratorio, los científicos pueden detectar y medir esos movimientos mínimos de los ojos para revelar los mecanismos cerebrales de la atención, pero las personas de su alrededor no pueden utilizarlos para leer su mente, de momento. ★

Artículo publicado en *Investigación y Ciencia* n.º 373

© *Scientific American*

PARA SABER MÁS

Microsaccades as an overt measure of covert attention shifts. Z. M. Hafed y J. J. Clark en *Vision Research*, vol. 42, págs. 2533-2545, 2002.

Microsaccades uncover the orientation of covert attention. R. Engbert y R. Kliegl en *Vision Research*, vol. 43, págs. 1035-1045, 2003.

The role of fixational eye movements in visual perception. S. Martinez-Conde, S. L. Macknik y D. H. Hubel en *Nature Reviews Neuroscience*, vol. 5, págs. 229-240, 2004.

Fixational eye movements in normal and pathological vision. S. Martinez-Conde en *Progress in Brain Research*, vol. 154, págs. 151-176, 2006.

Microsaccades counteract visual fading during fixation. S. Martinez-Conde, S. L. Macknik, X. G. Troncoso y T. A. Dyar en *Neuron*, vol. 49, págs. 297-305, 2006.

ACTIVIDAD NEURONAL Cuando dirigimos nuestra atención a un punto concreto, diversos grupos de neuronas se ponen en marcha de forma simultánea. ¿Abre esta actividad sincrónica la puerta de acceso a la percepción?

El rompecabezas de las ondas cerebrales

ANNEKE MEYER

Los neurólogos incurren siempre en arduas discusiones cuando el tema de debate gira en torno a las oscilaciones cerebrales. ¿Resultan estos patrones de la actividad neuronal esenciales para el procesamiento de la información que lleva a cabo la corteza del cerebro? ¿O se trata de un mero fenómeno secundario? La polémica está servida.

En nuestro cerebro, las oscilaciones rítmicas son constantes. Y fáciles de medir. El paciente coloca la cabeza dentro de una especie de tubo; al poco, unas líneas fluctuantes se dibujan en un monitor. El magnetoencefalograma muestra la suma de las actividades de miles de neuronas.

A simple vista se aprecia si la persona a la que se realiza la exploración duerme, está soñando con los ojos abiertos o tiene su mente concentrada en un problema que debe solucionar. Los investigadores pueden obtener incluso más información después de que el artilugio organice la jungla de señales en bandas de frecuencia o ritmos básicos.

Aunque estas oscilaciones se utilizan desde hace tiempo en el diagnóstico médico (por ejemplo, para estudiar la epilepsia), numerosos neurofisiólogos no se han interesado por ellas hasta hace relativamente poco. Estas señales parecían demasiado complejas, inespecíficas y difíciles de interpretar. Se prefería medir los niveles de excitación de neuronas concretas, método que al parecer proporcionaba información detallada sobre la función de las células nerviosas a escala individual.

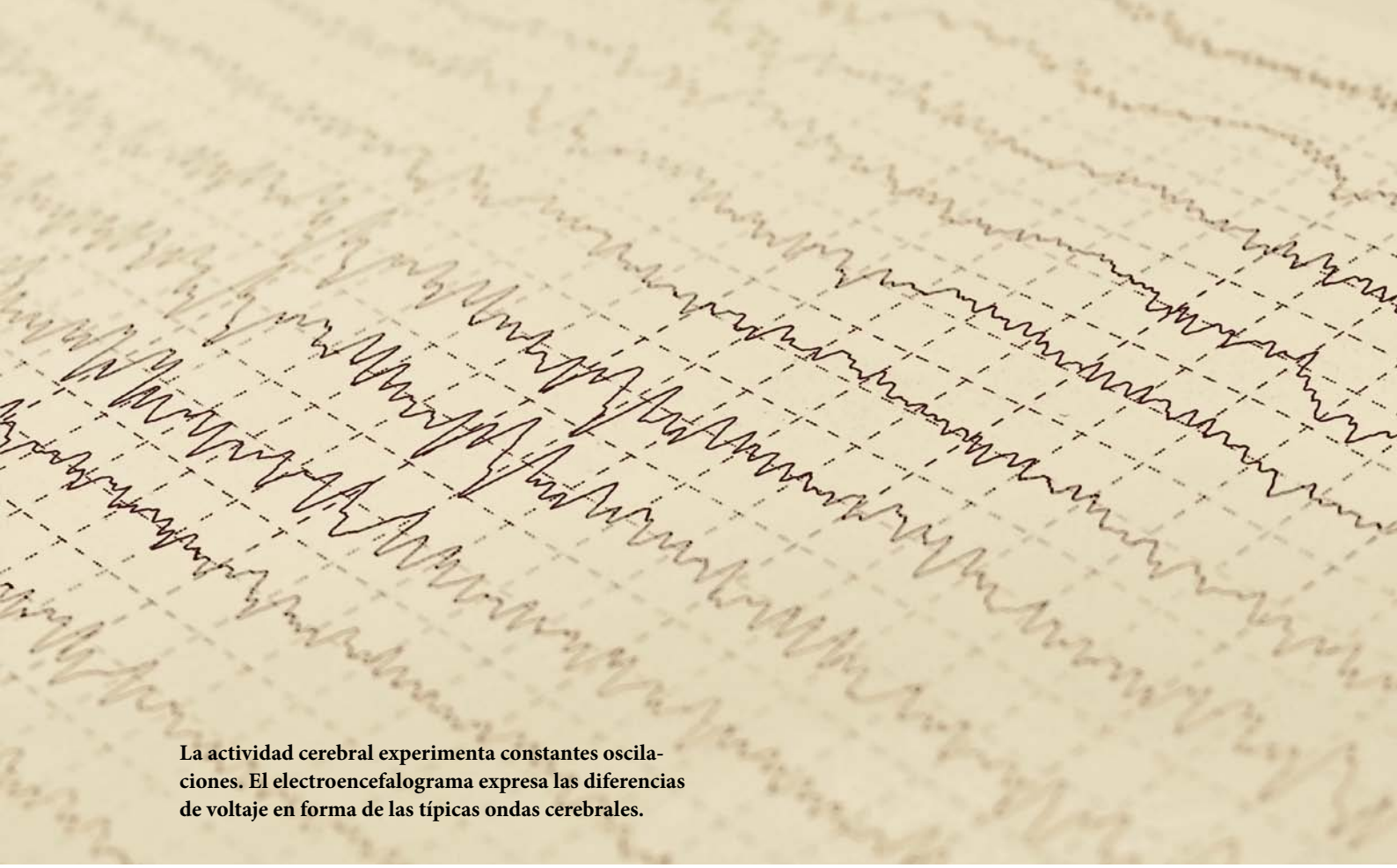
Wolf Singer y Charles Gray, del Instituto Max Planck para la Investigación Cerebral en Fráncfort del Meno, describieron a finales de los años ochenta del siglo xx un hallazgo que colocó de forma inmediata a las oscilaciones en el centro de atención. Ambos investigadores buscaban una solución al llamado problema de la unión (*binding*

En síntesis: Al compás de la mente

1 Cuando dirigimos nuestra atención a un objeto, la actividad de los diferentes grupos de neuronas que lo analizan se sincroniza.

2 Todavía no existe unanimidad entre los investigadores sobre la función de estas oscilaciones. Sobre todo, en torno a las ondas gamma.

3 Mientras los más escépticos consideran que estas oscilaciones constituyen un mero subproducto de la atención, los más entusiastas apoyan su función comunicativa.



La actividad cerebral experimenta constantes oscilaciones. El electroencefalograma expresa las diferencias de voltaje en forma de las típicas ondas cerebrales.

DREAMSTIME / DULE964

problem). Si cada neurona está especializada en un aspecto del objeto percibido (su forma y color, por ejemplo), ¿cómo y dónde confluyen estas propiedades para ofrecer una imagen completa? ¿De qué modo sabe el cerebro que la manzana es redonda a la vez que roja?

Singer y Gray se toparon con una respuesta posible mientras investigaban la corteza visual de los gatos. Observaron que diferentes neuronas estimuladas por el mismo objeto empezaban a activarse con un ritmo sincrónico: oscilaban de manera coordinada en una banda de frecuencia entre 30 y 100 hercios, es decir, la banda gamma. En cambio, si la estimulación procedía de dos fuentes, ese efecto desaparecía.

¿Método de referencia?

En la medida en que las células acompasaban su actividad, se convertían en una unidad informativa, especularon los científicos. ¿Es posible que el ritmo gamma sea necesario para una percepción unitaria? Esta interpretación arrojaba nueva luz al conocimiento de las neuronas de la sustancia gris, puesto que, automáticamente, la cadencia de impulsos dejaba de ser la única señal interesante del cerebro. Tal planteamiento, sin embargo, no convenció a todo el plantel de neurocientíficos.

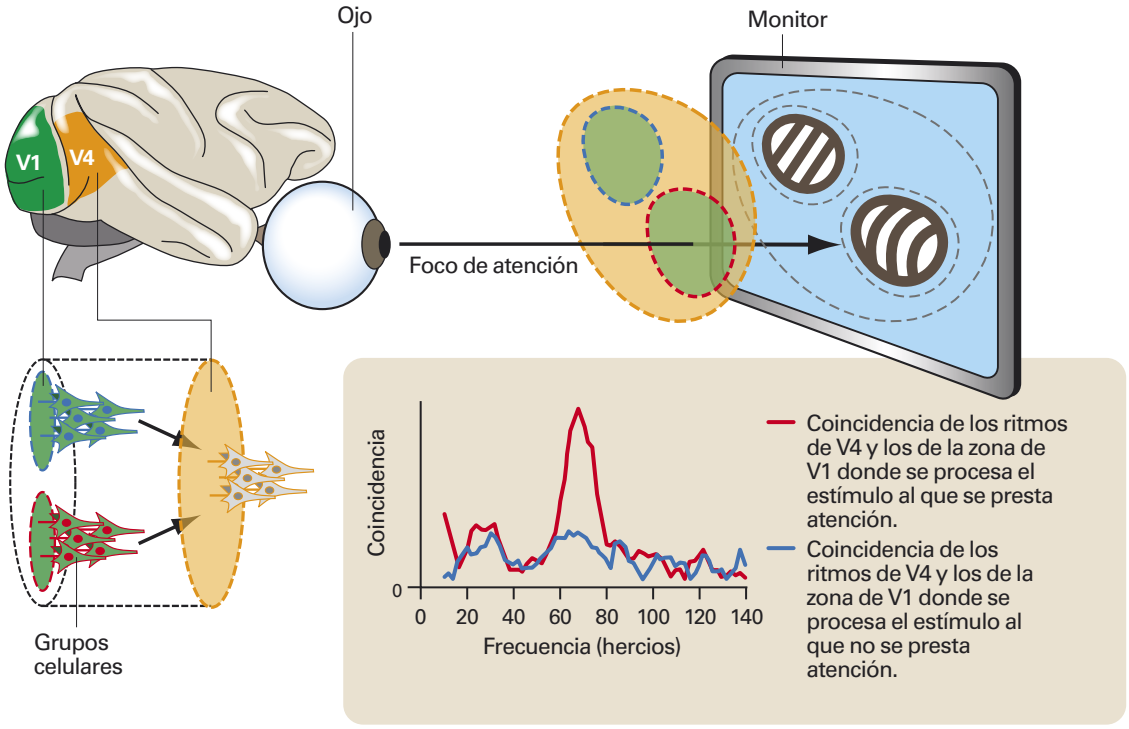
Pascal Fries, director del Instituto Ernst Strügmann de Fráncfort del Meno y antiguo colaborador de Singer, recuerda que al principio reinó un gran escepticismo en una fracción importante de neurólogos. «Muchos investigadores consideraban que el ritmo de impulsos de cada neurona era decisivo para el procesamiento de las percepciones y que todo lo demás consistía en fenómenos secundarios irrelevantes.»

Estos escépticos se enfrentan a un número elevado de entusiastas. Experimentos posteriores han relacionado las oscilaciones gamma con toda una serie de capacidades cognitivas, entre las que destacaban la atención y la memoria, así como la consciencia [*véase* «Sincronización neuronal», por Andreas K. Engel, Stefan Debener y Cornelia Kranczioch; Mente y Cerebro n.º 20, 2006]. Numerosos estudios hablaban en favor de las oscilaciones menospreciadas durante mucho tiempo, pero también llevaban el agua al molino de los escépticos. ¿Cómo era posible que un ritmo individual fuera responsable de cada uno de los procesos psíquicos?

No solo las funciones que se asocian a las ondas neuronales resultan múltiples, también los experimentos para comprobarlas son numerosos. Investigaciones llevadas a cabo mediante magnetoencefalografía y electroencefalografía en personas con esquizofrenia constatan una alteración en la sincronización gamma, resultado que apoya una posible relevancia de las ondas cerebrales en la atención y en la percepción. Sin embargo, la medición de ese mecanismo en un cerebro aislado de ratón constituye para muchos una razón suficiente para poner en duda la función cognitiva de las oscilaciones.

Discriminación de los estímulos sensoriales

¿De qué modo se comportan las neuronas del sistema visual cuando reciben al mismo tiempo una información importante y otra que no lo es? Con el fin de averiguarlo, los científicos dirigen la atención de macacos a uno de dos círculos rayados que aparecen en un monitor. Si los monos perciben un cambio en el dibujo, reciben una recompensa. Cada círculo activa grupos neuronales diferentes (*azul y rojo*) en la corteza visual primaria (V1, *verde*). En la siguiente fase del procesamiento, en la que interviene la región V4, el mismo grupo de neuronas reacciona a ambos objetos (*naranja*). Los registros mediante electrocorticografía demuestran que las neuronas en V4 y V1 que procesan el círculo al que los animales prestan atención oscilan al mismo ritmo con una frecuencia de entre 60 y 80 hercios (*línea roja*). Por el contrario, el área V1, que se activa con el círculo al que no se presta atención, apenas presenta coincidencias con el ritmo del área V4 (*línea azul*).



GEHIRN UND GEIST / BUSKE-GRAFIK, SEGÚN I. GROTH ET AL. EN *JOURNAL OF NEUROSCIENCE*, VOL. 32, PÁGS. 16.172-16.180; CURVA SEGÚN C. A. BOSMAN ET AL. EN *NEURON*, VOL. 75, PÁGS. 875-888, 2012

Fries tampoco considera las oscilaciones como una suerte de «huellas universales del pensamiento». «Con frecuencia nos planteamos la atención, el lenguaje, la memoria, etcétera bajo la tradición del gran psicólogo William James, quien las interpretaba como una colección de funciones básicas. Sin embargo, estos fenómenos se componen de procesos más fundamentales todavía», indica. De acuerdo con este neurofisiólogo, los potenciales de acción por sí solos no son los únicos que intervienen en la comunicación cerebral. Sus idas y venidas rítmicas pueden suponer un mecanismo fundamental para el entendimiento entre las diversas áreas cerebrales. ¿Acaso los humanos no pueden intercambiarse noticias a través del ritmo de los tambores?

Fries interpreta la función de los ritmos cerebrales sincrónicos desde otro punto de vista: «Son una especie de protocolo de comunicación. Ello posibilita la transmisión de señales importantes y bloquea las irrelevantes». Las propiedades de los objetos que nos rodean (su color, posición o localización espacial) se codifican mediante los ritmos de excitación de numerosas células nerviosas individuales.

No obstante, las neuronas receptoras no pueden reaccionar en todo momento a la llegada de estos estímulos, pues se alojan en una red neuronal que casi las frena. Los investigadores se muestran ahora convencidos de que las células nerviosas inhibidoras constituyen la fuente de

LA AUTORA

Anneke Meyer es neurobióloga y periodista científica.

las oscilaciones en la banda gamma. Si estas células se encuentran activas, se bloquea la llegada de información; en el momento en que enmudecen, vuelven a abrirse los canales de comunicación. De este modo van formándose de forma rítmica intervalos de tiempo en los que una neurona es receptora de los mensajes que le llegan.

¿Puede decirse que las oscilaciones actúan como una especie de portero que vigila la entrada y salida de la comunicación en el interior de las regiones cerebrales, pero también entre ellas? Para averiguarlo, Fries y sus colaboradores investigaron cómo se comportan las poblaciones celulares que reciben al mismo tiempo dos informaciones, una importante y otra sin interés. ¿De qué modo consigue el cerebro discriminar entre ambas y así dar luz verde solo a la noticia relevante?

Los investigadores se valieron de unos macacos para su experimento. Situaron a los animales frente a una pantalla en la que aparecían dos círculos rayados. Si conseguían descubrir cuál de los dos objetos se había alterado, recibían una recompensa. Aunque los monos veían ambos círculos, centraban su atención en uno de ellos. Mediante pequeños electrodos colocados en la superficie del cráneo de los animales, los científicos midieron la actividad en dos áreas de procesamiento del sistema visual: la corteza visual primaria (V1) y el área superior (V4).

Los dos círculos (el interesante y el irrelevante) que aparecían en el monitor activaban en la V1 grupos celulares diferentes. En la siguiente fase del procesamiento, en la que participaba la región V4, el mismo grupo neuronal reaccionaba ante ambas figuras geométricas, fenómeno que se conoce como convergencia. Pese a que las informaciones de cada uno de los círculos confluían, el mono sabía qué estímulo le auguraba una recompensa sabrosa. ¿Cómo era posible?

Las oscilaciones rítmicas entraban en escena. Al comparar las de una y otra área, los investigadores descubrieron que las células de V1, que se ocupaban del círculo prometedor, chocaron, por así decirlo, a través de sus oscilaciones gamma con las del grupo V4, de modo que las forzaron a mantener el mismo compás. Por el contrario, el ritmo de las neuronas V1, que reaccionaban al círculo sin interés, no ejercía influencia alguna.

Con estos resultados, Fries creyó confirmada su hipótesis: «Las áreas cerebrales superiores parecen bloquear las informaciones de poco interés». De esta manera, las oscilaciones gamma cumplirían una función de portero de la percepción.

Breve léxico de los ritmos cerebrales

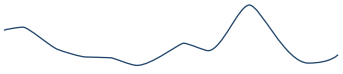
El electroencefalograma (EEG) registra, por medio de electrodos colocados en la superficie del cráneo, mínimas oscilaciones de diferencias de potencial. Los investigadores clasifican las frecuencias registradas (en hercios, oscilaciones por segundo) en diversas bandas.

• Las ondas alfa son oscilaciones de entre 8 y 13 hercios. En la mayoría de las ocasiones son de bajo voltaje. Aparecen cuando las impresiones sensoriales desaparecen, por lo que se relacionan con una disminución de la actividad neuronal. La excitación en esta banda aumenta de forma masiva en el momento en que la persona cierra los ojos, fenómeno que se conoce como bloqueo alfa.

• Las ondas beta (de 13 a 30 hercios) aparecen en múltiples circunstancias; son típicas del estado de vigilia. La actividad beta se investiga sobre todo en relación con la planificación de movimientos.

• Las ondas delta, con una frecuencia de entre 0,1 y 3 hercios, constituyen el ritmo cerebral más lento. Aunque aparecen durante el sueño, también se presentan en estado de vigilia en caso de trastornos de la función cerebral. Los médicos se sirven de ellas para el diagnóstico.

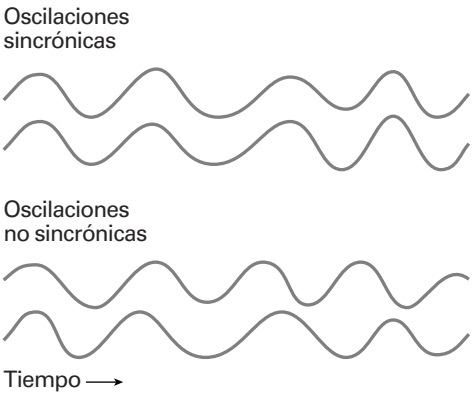
• Las ondas gamma (de 30 a 100 hercios) no se aprecian a simple vista en los EEG sin procesar. Aparecen cuando, al concentramos, diversos colectivos neuronales se estimulan de forma sincrónica.



• Las ondas theta oscilan con una frecuencia de entre 3 y 8 hercios. Abundan sobre todo en regiones profundas del cerebro, en particular, en el hipocampo. Es harto probable que ejerzan una función destacada en la formación y evocación de contenidos de la memoria.

EN BREVE: ONDAS AL MISMO PASO

Las oscilaciones superiores marchan de forma sincrónica: sus máximos y mínimos coinciden prácticamente en el tiempo. Por el contrario, entre los máximos y los mínimos de las dos ondas inferiores no se da esta coincidencia.



MARKUS SIEGEL

Ello supone solo una cara de la medalla. Los críticos dudan de que las oscilaciones desempeñen alguna función en la percepción. En palabras de John Maunsell, profesor de la Escuela de Medicina de Harvard en Boston: «Las oscilaciones gamma presentan un par de características que las convierte en inapropiadas para la aplicación práctica».

Conserje paralizado

La sincronización supone un problema manifiesto. Las neuronas se activan con bastante rapidez, reacción necesaria, pues para realizar lo correcto en el momento justo, cada milisegundo cuenta. Con el fin de ejercer la función de portero, las oscilaciones han de presentarse por lo menos tan rápidamente como las descargas eléctricas de las células. Mediante simulaciones por ordenador se ha comprobado que, en teoría, eso resulta posible. Sin embargo, las mediciones experimentales han constatado que, por regla general, se presenta un retraso en la aparición de oscilaciones sincrónicas: el ritmo solo se pone en marcha cuando la frecuencia de actividad que refleja la respuesta a un estímulo sensorial ya ha disminuido.

«En mi opinión, las oscilaciones en la corteza cerebral no ejercen gran importancia como mecanismos de comunicación», explica Maunsell. Considera más plausible otra teoría. Según sugiere, la actividad gamma podría ser consecuencia de los mecanismos que utiliza el cerebro para evitar una sobreexcitación. Así, sobre la magnitud de las oscilaciones pueden influir, además de los procesos cognitivos, determinadas cualidades de los estímulos visuales; entre ellas, el tamaño y el contraste.

Si dirigimos nuestra mirada a imágenes particularmente grandes o muy contrastadas, algunas neuronas transmisoras de información reaccionan fuertemente. Para equilibrar la magnitud del estímulo entran en juego interneuronas inhibidoras que, como es sabido, provocan oscilaciones en la banda gamma. Los investigadores hablan aquí de normalización.

De este modo, dos observaciones convergen: por un lado, si forzamos la atención, aumentan las oscilaciones rítmicas de determinadas conexiones neuronales en el cerebro. Por otro, algunas características de los estímulos sensoriales incrementan la banda gamma, ya que ponen en marcha el fenómeno de normalización. ¿Existe una relación entre ambas?

Maunsell y sus colaboradores creen que sí. En un experimento constataron que la atención parece influir en la normalización y, con ello, en los incrementos y descensos de las ondas. Vistas así las cosas, las oscilaciones serían un subproducto de un proceso fisiológico necesario. Sería un epifenómeno comparable a las oscilaciones que inevitablemente acontecen en un puente de cuerdas cuando se camina sobre él.

¿Se trata de un mecanismo fundamental o de un subproducto irrelevante? Desde el estudio original de Singer y Gray, hace ahora más de 30 años, no se ha logrado descifrar de forma definitiva la misión que cumplen los ritmos cerebrales. En un experimento ideal, los investigadores habrían de poder eliminar y hacer reaparecer las oscilaciones sincrónicas, además de observar los cambios en la capacidad cognitiva.

Sin embargo, ello no resulta tarea sencilla. «Existe la posibilidad de eliminar las oscilaciones», señala Maunsell. Y añade no sin cierto humor: «De este modo influiríamos en muchas otras funciones cerebrales, con lo que ya no estaríamos en condiciones de poder decir para qué sirven realmente las oscilaciones». Fries se muestra más optimista, pero se apoya en otro método: el ensamblaje de los datos empíricos con la simulación computacional, un método laborioso aunque prometedor.

En los últimos veinte años, el número de publicaciones centradas en las oscilaciones neuronales se ha más que decuplicado. Ante una oferta científica tan amplia, saber cuándo se tenderá un puente entre entusiastas y escépticos es un problema de tiempo. ★

Artículo publicado en *Mente y Cerebro* n.º 65

PARA SABER MÁS

Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation colums of cat visual cortex. C. M. Gray y W. Singer en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 86, págs. 1698-1702, 1989.

Attentional stimulus selection through selective synchronization between monkey visual areas. C. A. Bosman et al. en *Neuron*, vol. 75, págs. 875-888, 2012.

Switching neuronal inputs by differential modulations of gamma-band phase-coherence. I. Grothe et al. en *The Journal of Neuroscience*, vol. 32, págs. 16.172-16.180, 2012.

Suscríbete a **Mente&Cerebro**

Ventajas para los suscriptores:

- **Envío** puntual a domicilio
- **Ahorro** de hasta un **21 %** sobre el precio de portada
  ~~41,40 €~~ 35 € por un año (6 números)
  ~~82,80 €~~ 65 € por dos años (12 números)
- **Acceso gratuito** a la edición digital de los números incluidos en la suscripción (artículos en pdf)

... y recibe GRATIS un número de la colección CUADERNOS

www.investigacionyciencia.es/suscripciones
Teléfono: +34 934 143 344

VÍAS VISUALES Nuestra percepción visual consciente depende de un pequeño núcleo talámico de apenas seis milímetros de diámetro, el núcleo geniculado lateral, cuyos circuitos neuronales determinan la calidad e intensidad de las imágenes que percibimos

El tálamo y la visión

JOSÉ MANUEL ALONSO

El tálamo es una estructura neuronal del tamaño de una castaña que se halla en el centro del cerebro y constituye la vía de entrada para todos los estímulos sensoriales, con excepción del olfato. Consta de un conjunto de núcleos o grupos de neuronas, que pueden clasificarse, de acuerdo con su función, en sensoriales, motores y núcleos de asociación. Los últimos deben su nombre a su acción de asociar los diferentes sentidos entre sí y los sentidos con el movimiento.

De todo el tálamo, el núcleo que se conoce con mayor detalle es el que recibe información visual directamente desde el ojo. Este núcleo, denominado geniculado lateral por su forma de pliegue, tiene apenas 6 milímetros de diámetro, pero su tamaño guarda poca relación con su importancia. Bastarían dos lesiones del volumen de un guisante, centradas en los dos núcleos geniculados laterales, para eliminar de raíz nuestras experiencias visuales conscientes.

Durante años, la función del núcleo geniculado lateral ha servido de referencia en la investigación de otros núcleos talámicos sensoriales. Nos centraremos aquí en el estado del conocimiento sobre este importante centro visual del tálamo, que llamaré, en adelante, geniculado.

Neuronas retinianas y geniculadas

El núcleo geniculado se distingue fácilmente de cualquier otro núcleo talámico por su estructura laminar. Las lá-

En síntesis: Sistema visual de precisión

1 El núcleo geniculado lateral constituye el centro visual del tálamo: recibe la información directamente desde la retina. Su estructura laminar permite una organización precisa de las conexiones neuronales.

2 Los contactos entre las neuronas retinianas y las del geniculado son fuertes pero escasos. La mayoría de los botones sinápticos excitadores en el geniculado se originan en el tronco cerebral y en la corteza visual.

3 Las conexiones desde la retina al geniculado permiten la transmisión de información visual y aumentar la diversidad de campos receptores. Las conexiones no retinianas podrían mejorar la resolución espacial de las imágenes procesadas por la retina.

MENTE Y CEREBRO; MODIFICADO A PARTIR DE ISTOCK / OLEGEVSEEV

minas reflejan una organización extraordinariamente precisa de las conexiones entre las neuronas geniculadas y las provenientes de la retina del ojo; a estas segundas las llamaremos, por simplicidad, neuronas retinianas, pese a que, en su denominación técnica, se conocen por neuronas ganglionares de la retina.

Cada lámina del núcleo geniculado recibe conexiones retinianas de un solo ojo. Las láminas que reciben conexiones del ojo derecho y del izquierdo están intercaladas entre sí, como si fueran dos manos que entrecruzan los dedos para garantizar el mayor contacto posible. El número de láminas varía con la especie, pero la intercalación de láminas en función del ojo de origen viene a constituir un principio general de la escala evolutiva.

Igual que la mayoría de las neuronas, las neuronas geniculadas están formadas de soma, dendritas y axón. El soma es el centro funcional, donde se procesa la información proveniente de otras neuronas; las dendritas son prolongaciones gruesas que reciben la información, y el axón es una prolongación más fina que transporta información a otras neuronas y otros centros del cerebro.

Las neuronas retinianas se conectan con las geniculadas a través de botones sinápticos, que se encuentran en la extremidad del axón y que, a través de la liberación de un neurotransmisor, generan descargas eléctricas en las neuronas del geniculado. El axón de las retinianas mide varios centímetros de longitud, la distancia entre el ojo y el tálamo. A su entrada en el geniculado, el axón retiniano forma cerca de 1000 botones sinápticos en un espacio cilíndrico de apenas 100 micrómetros de diámetro, aproximadamente el grosor de un pelo fino.

En la mayor parte del cerebro, las conexiones neuronales son bastante débiles: cada neurona establece contacto con otra a través de entre uno y cinco botones sinápticos. Sin embargo, las conexiones entre las neuronas de retina y las del geniculado son extraordinariamente fuertes (sépase que una neurona retiniana puede conectar con una neurona geniculada a través de más de 100 botones sinápticos).

Además de ser numerosos, los botones sinápticos de las neuronas retinianas son extraordinariamente grandes: tres veces mayores que los provenientes de otras zonas del cerebro. La cuantía ingente de botones, junto con su talla enorme, generan una conexión neuronal tan poderosa y segura que, cuando el cerebro está alerta y la neurona retiniana recibe un estímulo óptimo, cada descarga eléctrica de la neurona retiniana se traduce en una descarga eléctrica de la neurona geniculada que puede transmitirse directamente a la corteza visual.

Esa alta fidelidad de transmisión constituye un fenómeno excepcional en el cerebro. Probablemente esta sea una de las razones por las que nuestro sistema visual

puede detectar cambios sutiles en el entorno. De acuerdo con ciertas investigaciones, el sistema visual humano podría detectar un solo fotón después de permanecer en oscuridad completa durante más de 30 minutos para adaptar la retina a la baja intensidad de luz.

Las conexiones entre las neuronas retinianas y geniculadas son fuertes, pero escasas. Algunas neuronas del geniculado reciben conexión de una sola neurona de retina y, aunque la mayoría establecen contactos con dos o tres, por lo común una conexión es mucho más fuerte que las demás. Las conexiones débiles probablemente no sean errores del circuito geniculado. Según nuestra propia investigación, podrían desempeñar una función muy importante: mejorar la resolución espacial de las imágenes procesadas en la retina. Para hacernos una idea cabal de su significado, conviene explicar antes el procesamiento de imágenes en el ojo.

Procesamiento de las imágenes

Las imágenes que nos rodean llegan a la retina a través de un sistema óptico que permite reducir nuestro mundo visual a una imagen de 5 centímetros de diámetro sin crear demasiadas distorsiones. Para reproducir esa imagen con alta resolución espacial, se necesitan muchos fotorreceptores (células que reaccionen con la luz), a la manera de una cámara digital, que exige muchos píxeles para tomar fotografías de alta calidad.

El ojo humano tiene aproximadamente 120 millones de fotorreceptores; esto es, tres veces más píxeles que la mejor cámara digital actual. Con semejante cuantía, cabría esperar una resolución razonable. Pero acontece que los circuitos retinianos necesitan muchas neuronas, muchos axones y muchos vasos sanguíneos, en un limitado espacio ocular.

Para solucionar el dilema entre espacio y función, la retina reserva una pequeña zona con altísima resolución espacial, donde prácticamente solo hay fotorreceptores y donde el resto de los elementos celulares y sanguíneos se desplazan hacia los lados. Se trata de la fóvea.

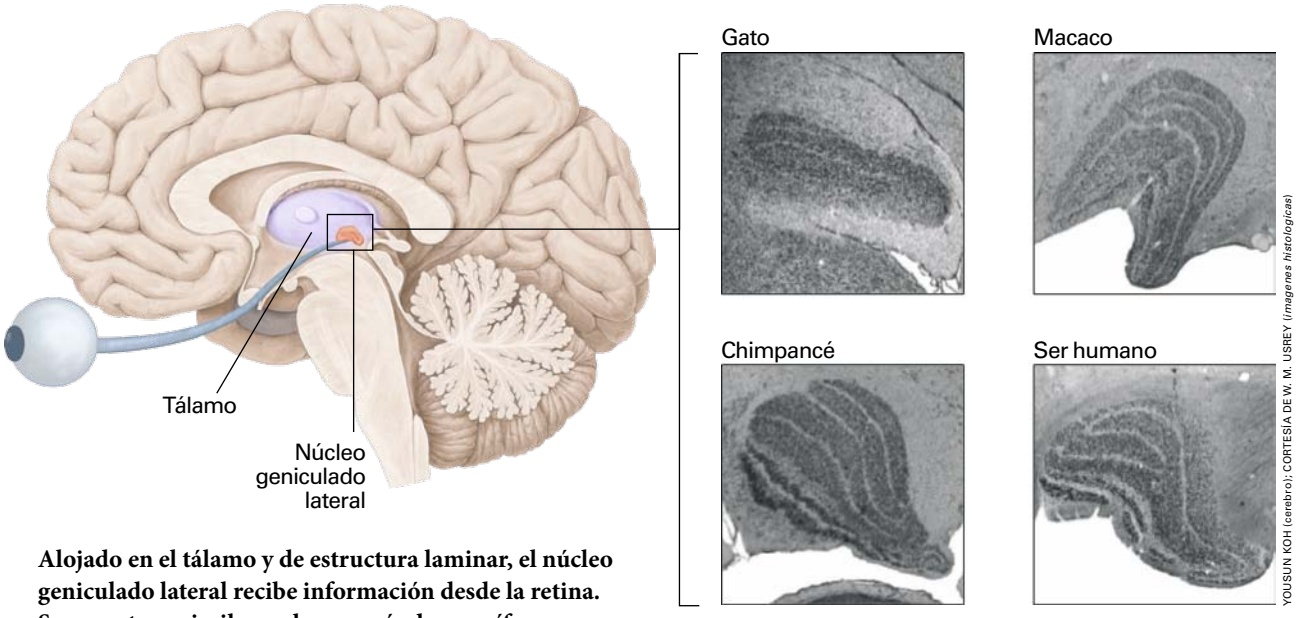
Parvocelular y magnocelular

Alcanza la fóvea una resolución espacial de aproximadamente 0,16 megapíxeles por milímetro cuadrado, lo que correspondería a 400 megapíxeles en una imagen de cinco centímetros de lado. Las imágenes procesadas en la fóvea se transfieren al geniculado a través de varios tipos de neuronas retinianas con diferente resolución espacial. En particular se han estudiado los tipos parvocelular y magnocelular.

Las neuronas del tipo parvocelular constituyen el 50 por ciento de todas las neuronas ganglionares y tienen campos receptores muy pequeños. (Por campo receptor se entiende el área del espacio visual que procesa cada neurona.)

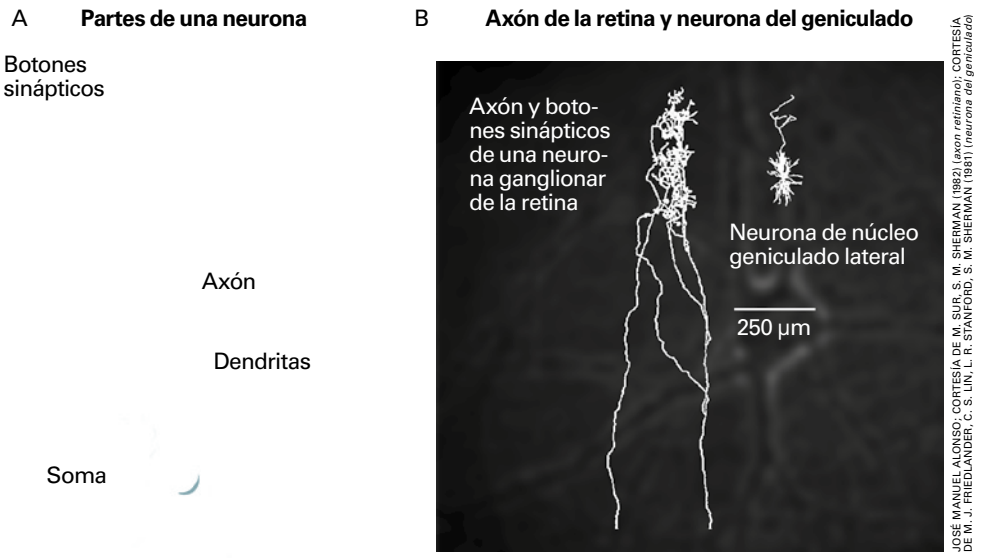
Las neuronas del tipo magnocelular constituyen solo un 8 por ciento de las células ganglionares y poseen campos receptores mayores. Pese a su pequeña cuota de neuronas ganglionares de la retina, la información de las neuronas del tipo magnocelular alcanza a un número de neuronas de la corteza visual tan alto como las del tipo parvocelular.

Dos cámaras digitales con detectores de luz que remedaran, respectivamente, los tipos parvocelular y magnocelular tomarían fotografías muy diferentes. En razón del menor número de neuronas y el mayor tamaño de los campos receptores, la fotografía del tipo magnocelular sería de peor calidad que la fotografía del tipo parvocelular. ¿A qué obedece la importancia que, en la corteza



YOUSUN KOH (cerebro); CORTESÍA DE W. M. USREY (*imágenes histológicas*)

Alojado en el tálamo y de estructura laminar, el núcleo geniculado lateral recibe información desde la retina. Su aspecto es similar en la mayoría de mamíferos.



De la misma manera que la mayoría de las neuronas, las neuronas geniculadas están formadas por soma, dendritas y axón (*A*). El axón de las retinianas mide varios centímetros de longitud, la distancia entre el ojo y el tálamo. En *B* se muestra un axón retiniano al lado de una neurona de núcleo geniculado lateral, ambos de un gato.

visual, adquieren las neuronas magnocelulares, si evidencian una resolución espacial tan pobre?

Interpolación espacial

Quizá la resolución espacial del sistema magnocelular no sea tan baja como pensamos. De acuerdo con nuestra investigación, los circuitos del geniculado podrían mejorar la resolución magnocelular a través de un mecanismo que guarda cierto parecido con un algoritmo de uso común en cámaras digitales: la interpolación espacial.

El tipo de interpolación espacial varía con el tipo de cámara, aunque todos cumplen una misma función: reducir el número de detectores de luz necesarios, sin comprometer la calidad de la fotografía. Podemos acometer dicha reducción porque puede estimarse con cierta exactitud el valor de los píxeles alojados entre dos detectores de luz, si se conocen los valores de los píxeles adyacentes. Por ejemplo, si el valor de intensidad de luz medido en dos puntos es de 100 y 200 candelas por metro cuadrado (cd/m^2) por interpolación se puede estimar que un punto intermedio tendrá un valor de 150 cd/m^2, guarismo que procede de (100 + 200)/2.

¿Cómo producir interpolación espacial con neuronas? Si una neurona del geniculado tiende una sola conexión con una neurona retiniana, el campo receptor geniculado vendrá a ser idéntico al campo receptor retiniano. Ahora bien, si las conexiones se establecen con dos neuronas retinianas, el campo receptor geniculado tendrá una posición intermedia entre los dos campos receptores retinianos.

Aunque el campo receptor geniculado se aproximará siempre más al campo receptor de la neurona retiniana con la conexión más fuerte, las conexiones débiles crean una diversidad de posiciones y tamaños en los campos receptores geniculados que no existe en la retina. Esta diversidad de campos receptores podría contribuir a aumentar la resolución y el rango de escalas espaciales disponibles para el procesamiento de imágenes en la corteza visual.

Entre la interpolación neuronal y la interpolación que utilizan las cámaras digitales median diferencias notables. Primera, las neuronas no crean interpolaciones simétricas. Una segunda diferencia relevante estriba en que la interpolación neuronal no se hace a partir de valores fijos de píxeles adyacentes: el campo receptor se parece a un grupo de píxeles con valores similares, más que a un píxel de valor único. Por último, las conexiones débiles no solo crean variabilidad en la posición y el tamaño del campo receptor geniculado, sino también en el tiempo de respuesta al estímulo (*véase recuadro* «Simulación de la resolución espacial»).

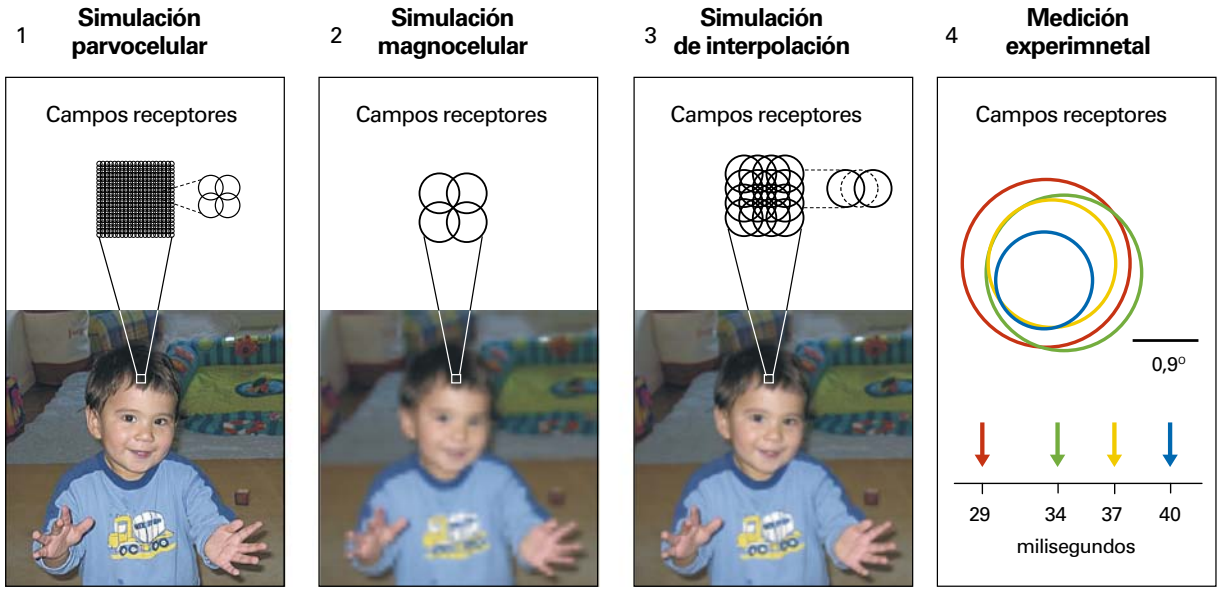
La relación entre el tamaño del campo receptor y el tiempo de respuesta al estímulo proporciona una dimensión temporal a la interpolación espacial. Ese parámetro podría encerrar interés funcional. Si las neuronas con campos receptores pequeños responden con parsimonia

EL AUTOR

José Manuel Alonso investiga los circuitos neuronales de la visión en el Colegio de Optometría de la Universidad de Nueva York.

Simulación de la resolución espacial

Las neuronas del tipo parvocelular constituyen el 50 por ciento de todas las neuronas ganglionares y tienen campos receptores muy pequeños (*1*). En cambio, las neuronas del tipo magnocelular constituyen solo un 8 por ciento de las células ganglionares y poseen campos receptores mayores, con lo que ofrecen una resolución espacial pobre (*2*). Al parecer, los circuitos del geniculado podrían mejorar la resolución magnocelular a través de la interporlación espacial (*3*). El patrón de círculos (simulación de interpolación) es mucho más simétrico de lo que se observa experimentalmente (*4*), porque las neuronas del geniculado pueden tender conexiones, de fuerza variable, con una, dos o más neuronas retinianas (el máximo medido experimentalmente es seis). En concreto, 4 ilustra las mediciones de campos receptores en cuatro neuronas adyacentes en el geniculado de un gato (cada neurona se representa en un color diferente). Los campos receptores de estas cuatro neuronas difieren en posición, tamaño y tiempo de respuesta al estímulo visual. La neurona con el campo receptor mayor responde con mayor presteza (*en rojo*) y la neurona con el campo receptor menor es la que tarda más en excitarse (*en azul*).



JOSÉ MANUEL ALONSO; CORTESÍA DE C. WENG, C. I. YEH, C. R. STOELZEL, J. M. ALONSO (*mediciones experimentales*)

mayor que las neuronas con campos receptores grandes, la resolución espacial cambiará en el tiempo. Es decir, la corteza visual recibirá primero la información de baja resolución (neuronas con campos receptores grandes); a medida que transcurra el tiempo, irá recibiendo información de más alta resolución (neuronas con campos receptores más pequeños). Este componente temporal de la interpolación neuronal podría permitir iniciar respuestas de conducta a estímulos visuales cuando son todavía «borrosos», sin esperar a que alcancen su máxima «nitidez» posible.

Aunque el concepto de interpolación espaciotemporal en el tálamo se mueve todavía en el terreno de lo especulativo, no cabe duda alguna de que los campos receptores geniculados no son una mera réplica de los campos receptores retinianos. Esta idea solo es correcta si la comparación se hace en referencia a una neurona individual: el campo receptor de una neurona retiniana y el de una neurona geniculada tienen la misma estructura, la misma forma circular y aproximadamente el mismo tamaño. Sin embargo, si la comparación concierne a un grupo de neuronas, el mosaico de campos receptores geniculados presenta mayor diversidad en posición, tamaño y tiempo de respuesta que el mosaico de campos receptores retinianos.

Botones sinápticos

Aunque las conexiones tendidas entre la retina y el geniculado forman el eje fundamental de nuestra experiencia visual consciente, proporcionan solo el 10 por ciento de los botones sinápticos excitadores que recibe el geniculado. ¿Cómo es posible que nuestro principal vínculo con el mundo visual exterior dependa de tan pocos botones sinápticos? ¿Que función tiene el 90 por ciento restante?

Aunque se trata de cuestiones debatidas, parece muy probable que la función del restante 90 por ciento tenga poco que ver con las propiedades de los campos receptores y sí guarde estrecha relación con el control de la entrada de información visual en el cerebro. Con otras palabras, este 90 por ciento de botones podría controlar la cantidad de información visual procesada en cada

momento y, en ciertas circunstancias, interrumpir la transferencia de información por completo.

El 90 por ciento de los botones sinápticos excitadores que reciben las neuronas del geniculado se originan en el tronco cerebral, una de las estructuras más primitivas, y en la corteza visual, una de las estructuras más modernas del cerebro. Desde mediados del siglo pasado se sabe que la transferencia de información de la retina al tálamo se halla controlada por un grupo de neuronas del tronco cerebral: el sistema reticular ascendente.

De la retina al tálamo por el tronco cerebral

El sistema reticular ascendente envía axones de forma difusa a muchas estructuras del cerebro. Se le relaciona con los ciclos de vigilia y sueño y el nivel de alerta. Cuando estamos cansados, aburridos o abstraídos del mundo circundante, las neuronas del sistema reticular ascendente apenas se muestran activas y el núcleo geniculado transfiere solo una pequeña proporción de las descargas eléctricas que recibe desde la retina. Durante el sueño la transmisión se puede interrumpir casi por completo.

Por el contrario, cuando nuestro cerebro se encuentra alerta, se activa el sistema reticular ascendente; el núcleo geniculado «abre entonces sus puertas» para transmitir con fidelidad la información que recibe. Se ha demostrado que los cambios en el estado de alerta pueden incrementar el cien por cien de las descargas eléctricas del geniculado, sin alterar propiedades básicas del campo receptor, como la posición, tamaño y sensibilidad al contraste (*véase recuadro* «Respuesta visual en estado de alerta»).

El aumento del número de descargas eléctricas con el nivel de alerta refleja una de las funciones principales de los botones sinápticos excitadores que no son retinianos. El nivel de alerta actúa sobre el geniculado a través del sistema reticular ascendente del tronco cerebral. Sin embargo, no podemos descartar una influencia adicional de la corteza visual.

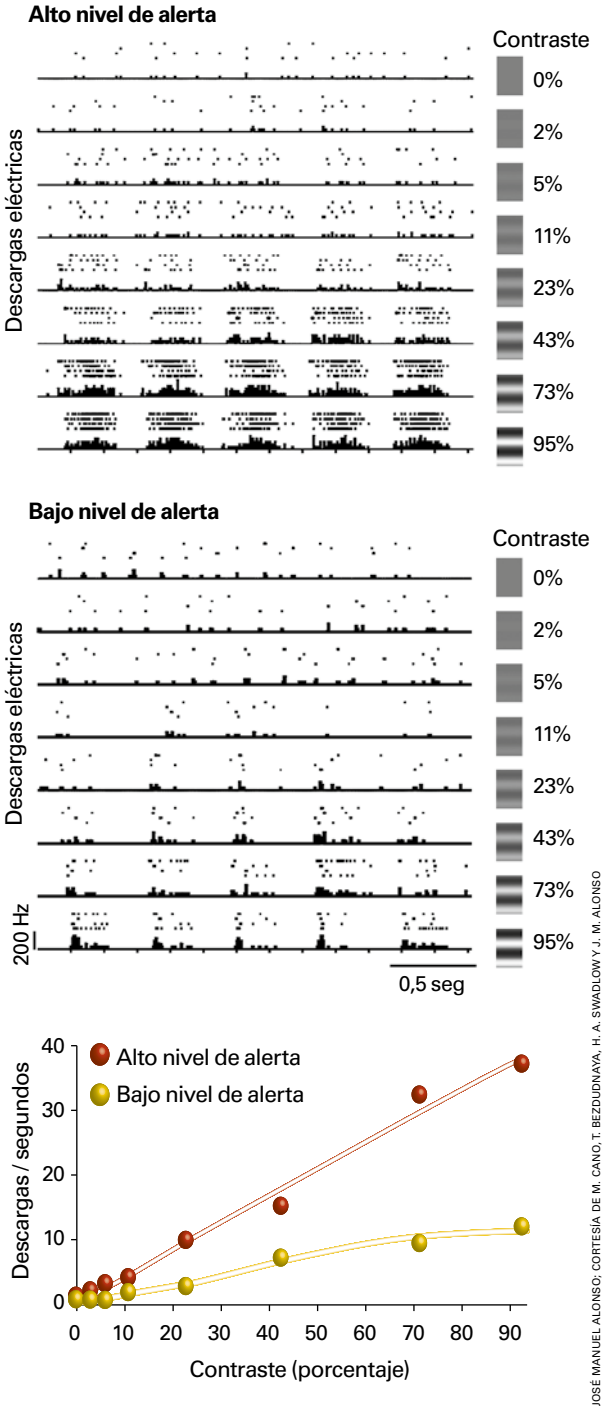
Queda mucho por conocer sobre la interacción de esos dos sistemas de control talámico —el tronco cerebral y la corteza visual— en los diferentes estados mentales. Pero en los últimos años han empezado a revelarse nuevos detalles de la organización anatómica de cada sistema, que servirán de guía para los futuros estudios de función.

Nos enseña la historia que a los descubrimientos funcionales acostumbran precederles descripciones pormenorizadas de conexiones anatómicas. Santiago Ramón y Cajal (1852-1934) tuvo que reconstruir con finura exquisita la estructura anatómica de diferentes tipos de neuronas en distintas regiones del cerebro y en especies diversas antes de descubrir la ley de polarización dinámica, uno de los principios fundamentales de la función cerebral: las neuronas transmiten información desde las dendritas hasta el axón.

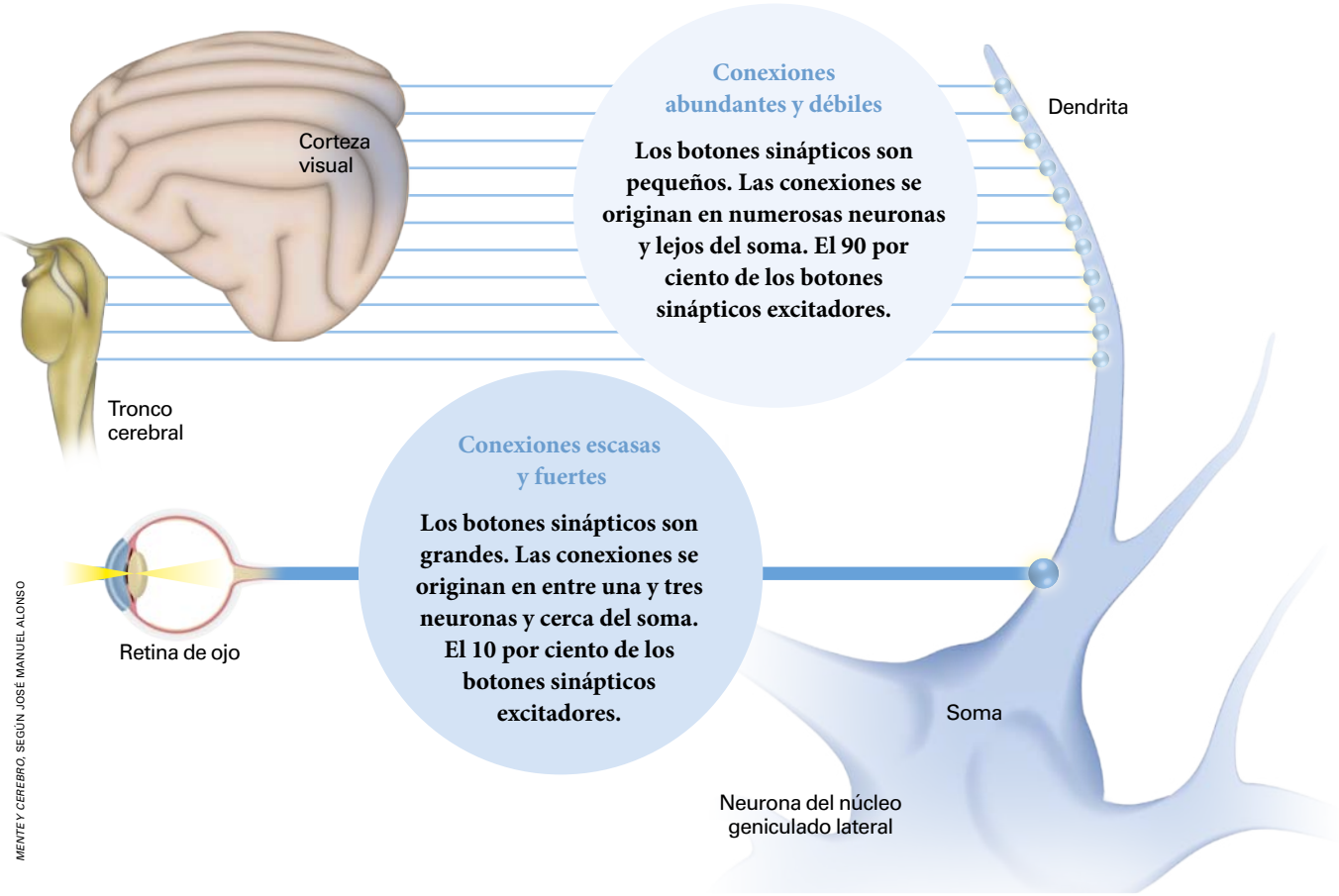
La investigación anatómica sobre el geniculado comienza a sacar a la luz diferencias en la distribución y

Respuesta visual en estado de alerta

El registro de la actividad que presenta una neurona del geniculado de un conejo ante un patrón visual de rayas claras y oscuras en movimiento muestra el cambio drástico de respuesta visual en estado de alerta. El número de descargas eléctricas (*puntos negros*) aumenta con el contraste del estímulo y con el nivel de alerta, sin que se altere el rango de contrastes a los que la neurona responde.



JOSÉ MANUEL ALONSO; CORTESÍA DE M. CANO, T. BEZDUDNAYA, H. A. SWADLOW Y J. M. ALONSO



Según se ha comprobado en gatos, los contactos del geniculado a través de los botones sinápticos provenientes de la corteza visual y del tronco cerebral son numerosos, aunque débiles; a la inversa sucede con las conexiones sinápticas entre la retina y el geniculado, eje esencial de nuestra percepción visual consciente.

características de los botones sinápticos provenientes de la retina, el tronco cerebral y la corteza visual. Las diferencias principales conciernen al número, tamaño y la proximidad al soma neuronal de los botones sinápticos.

Los botones sinápticos provenientes de la retina son grandes, se originan en muy pocas neuronas de retina y se alojan en la parte de las dendritas geniculadas que se halla más próxima al soma. Aunque cada neurona del geniculado puede recibir más de 100 botones sinápticos de una neurona de retina, el número total de botones resulta pequeño, porque suele haber solo de una a tres neuronas retinianas que establecen contacto con la misma neurona de geniculado.

En cambio, los botones sinápticos procedentes del tronco cerebral y la corteza cerebral, mucho menores, se originan en muchas neuronas diferentes y se alojan en la parte de las dendritas que se encuentra más lejos del soma. Aunque cada neurona de la corteza o el tronco cerebral establece contacto por medio de una cifra exigua de botones sinápticos con cada neurona del geniculado, el número total de botones sinápticos es muy elevado porque las neuronas que establecen conexión son muchas.

Clasificaciones talámicas

Las diferencias anatómicas entre los botones sinápticos retinianos y no retinianos han servido de base para una clasificación de las conexiones talámicas en dos categorías: conexiones que transmiten información y conexiones que modulan la transmisión de información.

A esa partición han llegado por separado, y en contextos diferentes, los anatomistas S. Murray Sherman y Rainer Walter Guillery, así como los científicos teóricos Francis Crick y Christof Koch. En concreto, Sherman y Guillery clasificaron las conexiones entre la retina y el geniculado como transmisoras de información y las conexiones provenientes del tronco cerebral y la corteza visual como moduladoras. Aunque esta clasificación podría parecer simplificadora, habida cuenta de que hay más de dos tipos de conexiones en el tálamo, la idea general constituye una guía importante para el desarrollo de nuevas hipótesis de función talámica.

Nuestro propio trabajo sugiere que la función de las conexiones desde la retina al geniculado es la de transmitir información visual y, a la vez, aumentar la diversidad de campos receptores disponibles para el procesamiento de imágenes. Cumple, sin embargo, a las conexiones no

retinianas controlar la transmisión de información sin afectar a las propiedades básicas de los campos receptores.

Dentro de las conexiones no retinianas, las neuronas del tronco cerebral responden a cualquier tipo de estímulo sensorial, ya sea auditivo, táctil o visual. Se hallan, pues, capacitadas para aumentar la transmisión sensorial en respuesta a cualquier estímulo que eleve el nivel de alerta. En cambio, las neuronas de la corteza visual solo responden a estímulos visuales que aparecen en la proximidad de los campos receptores geniculados y, por tanto, su control podría estar limitado a regiones concretas de una imagen que captan nuestra atención momentáneamente.

Volviendo a la analogía con la cámara digital, las conexiones de la retina determinarían el número de píxeles de la cámara, mientras que las conexiones no retinianas determinarían la potencia procesadora de la cámara: el número de imágenes que se procesan por segundo y la gama de brillo y colores disponible para procesar cada imagen.

Con la mirada en el futuro

Los mecanismos talámicos que controlan la entrada de información sensorial siguen siendo intensamente estudiados y lo seguirán por muchos años. A pesar del esfuerzo empeñado en esta área de investigación, carecemos de una teoría de función que sea ampliamente aceptada por la comunidad científica.

El núcleo geniculado lateral es una de las estructuras del tálamo mejor conocidas. Gracias a su pequeño tamaño y elegante organización, probablemente sea uno de los primeros núcleos talámicos donde podamos establecer un mapa preciso de conexiones y sus funciones. El día que comprendamos la función del geniculado, habremos dado un paso fundamental en la investigación del cerebro y habremos adquirido un conocimiento más preciso de la fisiología de los estados mentales en los que esta pequeña estructura se halla implicada, desde el sueño hasta la percepción visual. ★

Artículo publicado en *Mente y Cerebro* n.º 22

PARA SABER MÁS

Morphology of functionally identified neurons in lateral geniculate nucleus of the cat. M. J. Friedlander, C. S. Lin, L. R. Stanford y S. M. Sherman en *Journal of Neurophysiology*, vol. 46, págs. 80-129, 1981.

Retinogeniculate terminations in cats: Morphological differences between X and Y cell axons. M. Sur y S. M. Sherman en *Science*, vol. 218, pág. 389, 1982.

Spike timing and visual processing in the retinogeniculocortical pathway. W. M. Usrey en *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, vol. 357, págs. 1729-1737, 2002.

Receptive field size and response latency are correlated within the cat visual thalamus. C. Weng, C. I. Yeh, C. R. Stoelzel y J. M. Alonso en *Journal of Neurophysiology*, vol. 93, págs. 3537-3547, 2005.

Brain state and contrast sensitivity in the awake visual thalamus. M. Cano, T. Bezdudnaya, H. A. Swadlow y J. M. Alonso en *Nature Neuroscience*, vol. 9, págs. 1240-1242, 2006.

ESPECIAL

MONOGRÁFICOS DIGITALES

Descubre los monográficos digitales que reúnen nuestros mejores artículos (en pdf) sobre temas de actualidad

www.investigacionyciencia.es/revistas/especial

OPONENCIA DEL COLOR Aunque prohibida en las teorías de la percepción del color, la visión del verde rojizo o del azul amarillento no es imposible. Estas y otras alucinaciones permiten atisbar en el fenómeno de la oponencia visual

Visión prohibida del color

VINCENT A. BILLOCK Y BRIAN H. TSOU

En ingeniería es habitual sobrecargar una estructura hasta que tiembla, se hunde o salta hecha pedazos. Del mismo modo, muchos científicos comparten un amor secreto por las pruebas destructivas; y cuanto más catastrófico el fallo, mejor. Por supuesto, los investigadores de la visión humana no van en pos de fallos irreversibles (ni de querellas judiciales); los fallos reversibles, en cambio, les resultan fascinantes e instructivos. Y a veces hasta importantes, como es el caso de las desastrosas desorientaciones espaciales y «cegueras» súbitas que sufren los pilotos militares.

En el Laboratorio de Investigación de la Fuerza Aérea de EE.UU., los firmantes de este artículo exploramos los fallos visuales más catastróficos que nos es posible provocar. Creamos condiciones en las que se ven imágenes que fluyen como cera caliente o que se fragmentan como teselas que se desprenden de un mosaico. Aquí nos referiremos a dos de los colapsos visuales más fascinantes que hemos estudiado: la visión de colores prohibidos y las alucinaciones geométricas «sesgadas» o inducidas.

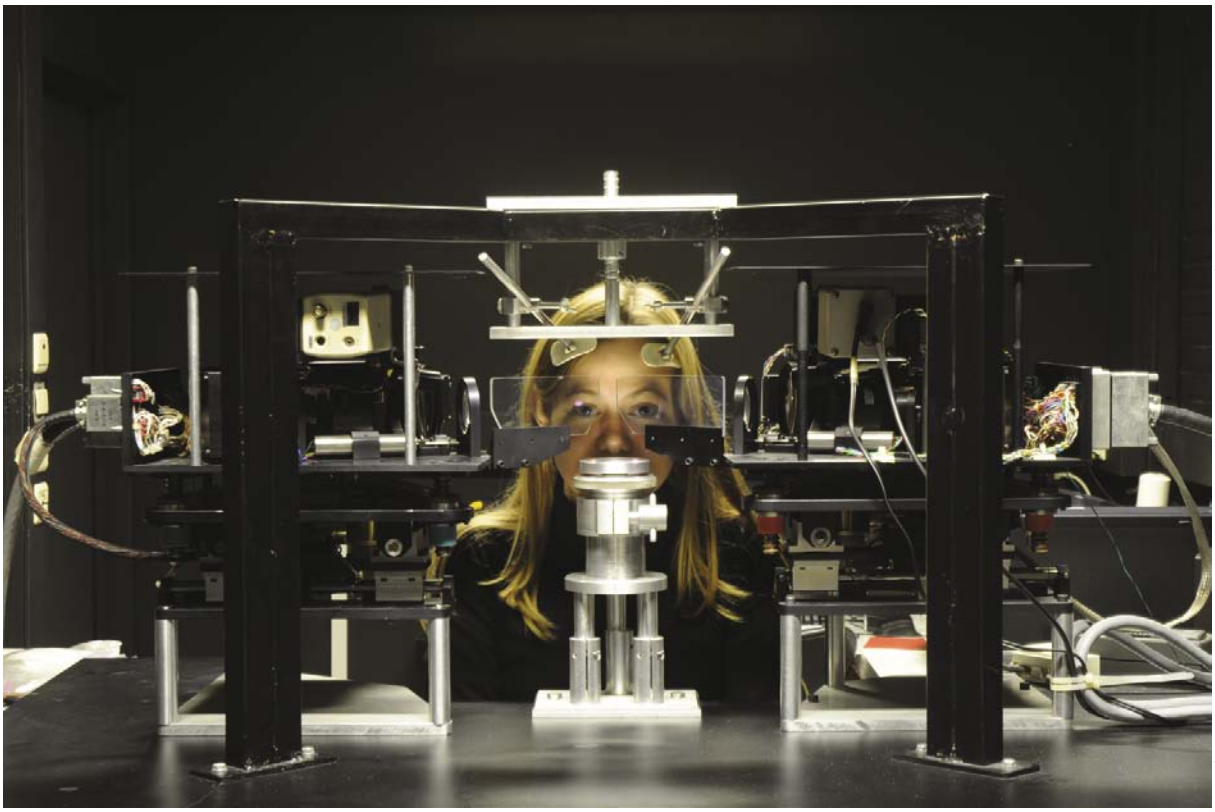
¿Ha visto alguna vez el color azul amarillento? No se trata del verde. Ciertos verdes pueden parecer teñidos de amarillo, pero ningún verde (ni ningún otro color) puede ser a la vez azulado y amarillento. ¿Y el verde rojizo?

En síntesis: Mezclas (im)posibles

1 Se dice que el rojo y el verde son colores «oponentes» porque, en condiciones normales, resulta imposible apreciar simultáneamente rojez y verdor. Lo mismo ocurre con el amarillo y el azul.

2 Se ha considerado desde antiguo que la oponencia de color se halla físicamente implantada en las conexiones cerebrales, lo que impediría la percepción de verdes rojizos o de azules amarillentos.

3 No obstante, en circunstancias especiales, sí pueden verse estos colores «prohibidos». De lo que se desprende que la oponencia de color cuenta con una etapa menos física y más procedimental, la cual es posible desactivar. También existen oponencias geométricas.



CORTESÍA DE PETER DE GRAEF; FOTO DE JOHAN VAN RENSBERGEN, LABORATORIO DE PSICOLOGÍA EXPERIMENTAL, UNIVERSIDAD DE LOVAINA

En la experimentación con colores prohibidos, un seguidor ocular rastrea los movimientos del ojo de los probandos con el fin de mantener los estímulos cromáticos en una posición retinal fija. De esta manera se ha comprobado que la prohibición de ver un azul amarillento se puede desactivar.

No hablamos de ese marrón barroso que resulta de mezclar pigmentos, ni del amarillo que se obtiene al combinar luz roja y verde, ni tampoco de la textura de un campo puntillista salpicado de motas rojas y verdes. Hablamos de un único color que se ve rojizo y verdoso, al mismo tiempo y en un mismo lugar.

No obstante, los autores y sus probandos hemos visto, tras crear las condiciones necesarias, esos colores inimaginables o «prohibidos». Y hemos hallado formas de controlar e inducir las configuraciones alucinatorias que pueden verse con una iluminación que fluctúa rápidamente. Ambos fenómenos revelan aspectos nuevos sobre los fundamentos neuronales de la teoría de la oponencia visual, una de las más clásicas de la ciencia de la percepción.

La oponencia es ubicua en fisiología. Por ejemplo, para doblar el brazo hemos de relajar el tríceps y contraer el bíceps; bíceps y tríceps son músculos oponentes, dado que actúan en sentidos contrarios. El fisiólogo alemán Ewald Hering propuso en 1872 que la visión de los colores se basaba en la oponencia del rojo frente al verde y del amarillo frente al azul. En cada punto del campo visual, los «músculos de rojez» y «de verdor» se oponen entre sí. Al igual que no se puede flexionar y estirar simultáneamente el brazo, en un mismo punto la percepción del rojo impide la percepción del verde, y viceversa. Todos los matices que sí que vemos se obtendrían con combinaciones de rojo *o* verde con amarillo *o* azul. La teoría de Hering explica por qué en el color turquesa percibimos a la vez el azul y el verde; en el naranja, el rojo y el amarillo, y así en otras combinaciones, pero nunca un color compuesto a la vez de rojo y verde (o amarillo con azul).

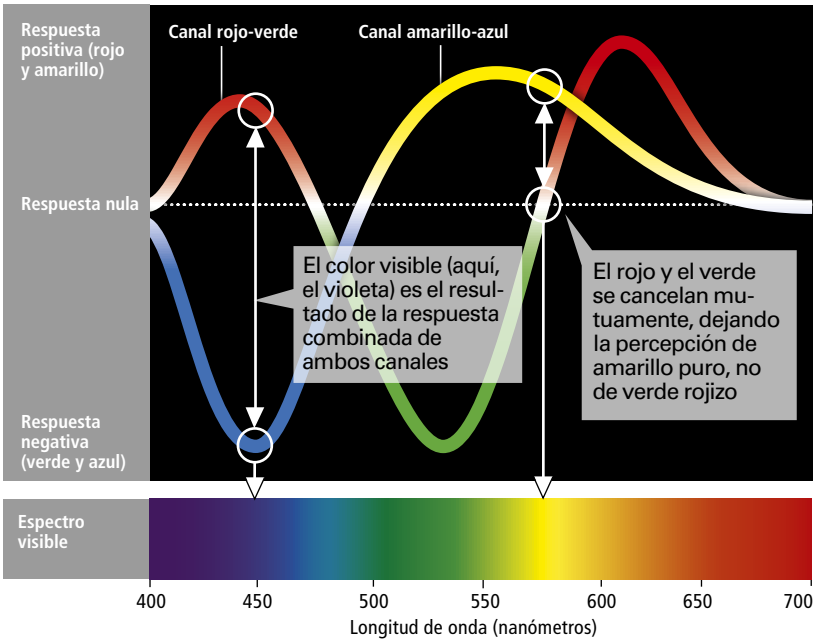
Colores absurdos

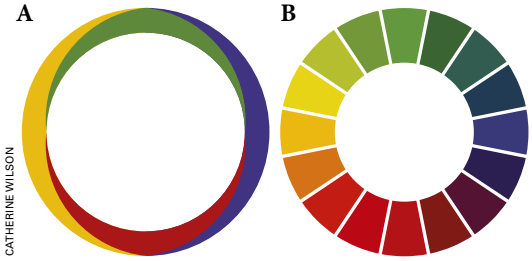
La observación de que nunca vemos mezclas de colores oponentes ha sido una de las más robustas en la ciencia de la cognición. De hecho, tras diversas investigaciones, se ha propuesto que la oponencia de color comienza en la retina y en el mesencéfalo (la primera región cerebral que interviene en la visión) con nervios portadores de una información que no es sino el resultado de sustraer una señal de color de otra.

Las señales de color «en crudo» nacen en los conos de la retina, los cuales detectan la luz correspondiente a tres bandas de longitudes de onda, que en parte se superponen. Otras células suman o restan las señales procedentes de los tres tipos de conos y producen señales asociadas a los cuatro colores primarios: rojo, verde, amarillo y azul. Es como si, para el color, el sistema visual contase con dos canales de datos: un canal «rojo menos verde»

Así opera la oponencia cromática

En los humanos, la visión del color parece basada en dos pares de colores oponentes: rojo y verde; amarillo y azul. La percepción en un determinado lugar de uno de los miembros de un par (el amarillo, por ejemplo) impide la percepción simultánea en ese mismo punto del color oponente (*azul*). Vemos sin dificultad combinaciones de otros colores (el púrpura, mezcla de azul y rojo); mas, en circunstancias normales, es imposible ver un azul amarillento o un verde rojizo. El sistema visual parece utilizar dos canales para el cromatismo: uno para «amarillo menos azul», que puede señalar grados de amarillo o de azul, aunque no de ambos, y un canal «rojo menos verde».





De esta manera, la mezcla en diversas proporciones de azul o amarillo con rojo o verde (*A*) produce todos los tonos visibles (*B*), como muestra la ilustración basada en otra de Ewald Hering, proponente de la teoría en 1872.

(en el que las señales positivas representan intensidades de rojo; las negativas, de verde, y el cero, ninguno de los dos) y un canal «amarillo menos azul», que opera de modo análogo. Una consecuencia de tal conexionado neuronal es la teoría de oponencia cromática de Hering.

Sin embargo, Hewitt D. Crane y Thomas P. Piantanida, de SRI International en Menlo Park, California, señalaron en 1983 la posibilidad de violar las leyes de la percepción que vetan colores como el verde rojizo o el azul amarillento. Los probandos tenían que mirar campos contiguos de rojo y verde o de amarillo y azul. El experimento contaba con un dispositivo que, rastreando la posición de los ojos de los sujetos, movía unos espejos para mantener estabilizados en la retina los campos de color (es decir, los situaba en puntos fijos de la retina de cada observador, con independencia de los ligeros movimientos del ojo). La estabilización de imágenes puede producir efectos interesantes, como hacer que una imagen parezca descomponerse en piezas de visibilidad fluctuante. Para Crane y Piantanida, el interés residía en la tendencia a esfumarse que exhiben los bordes de imágenes estabilizadas.

De hecho, sus probandos veían evaporarse el borde de separación entre colores oponentes, y estos fluían y se mezclaban. Algunos declararon que podían ver colores prohibidos: verdes rojizos y azules amarillentos. Otros apreciaron texturas alucinatorias, como un resplandor azul sobre un fondo amarillo.

El artículo de Crane y Piantanida tendría que haber suscitado un amplio interés. Dos excelentes investigadores estaban informando de una importante transgresión de la ley psicofísica más sólidamente establecida. Sin embargo, su artículo se convirtió en ese trabajo del que los estudiosos de la visión no querían hablar, la «oveja negra» de la familia de la visión.

Creemos que cuatro razones contribuyeron a tal negligencia. En primer lugar, el resultado carecía de coherencia, pues algunos sujetos vieron texturas alucinatorias

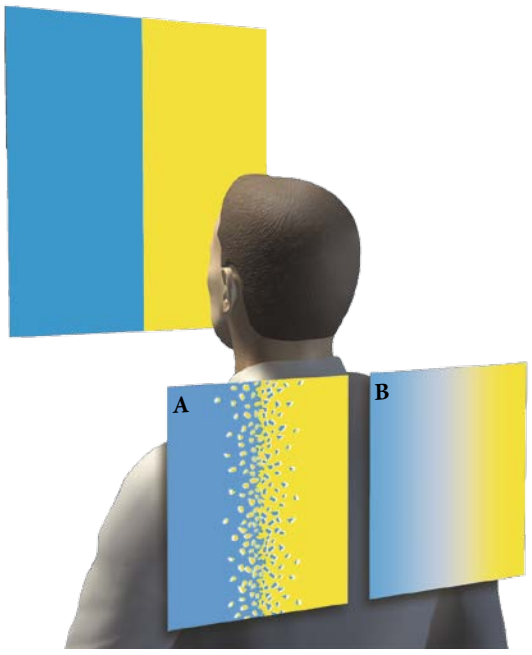
LOS AUTORES

Vincent A. Billock y *Brian H. Tsou* son biofísicos que estudian la visión de espacios y colores en humanos desde la perspectiva de la teoría de sistemas complejos. Investigan conjuntamente en la base Wright-Patterson de la Fuerza Aérea de EE.UU., en Ohio. Billock se halla adscrito a General Dynamics, en Dayton, Ohio. Tsou, que, al ser daltónico jamás ha podido apreciar un verde rojizo, dirige el Laboratorio de Investigación de la Fuerza Aérea de EE.UU.

Cómo ver colores prohibidos

Los autores (Billock y Tsou) han hallado unas condiciones inusitadas que logran superar, de modo fiable, la prohibición de percibir azul amarillento o verde rojizo. Tal resultado implica que la oponencia de color no está físicamente tan implantada en el cerebro como se creía. Al parecer, podemos desactivar el mecanismo de oponencia.

En su experimento, cuando los probandos miraban fijamente campos contiguos de colores oponentes (en este caso, azul y amarillo) y la imagen permanecía inmóvil en su retina, la frontera parecía esfumarse, lo que permitía que los colores se fundiesen (*A*). Si uno de los campos brillaba mucho más que el otro, las mezclas formaban texturas y motivos, como manchas azules sobre un fondo amarillo. Pero con tonos equiluminantes, la mayoría de los sujetos vieron colores desconocidos (azules amarillentos), imposibles de percibir en circunstancias normales o de plasmar con precisión (*B*).



GEORGE RETSECK

en lugar de colores prohibidos. Segundo, la descripción de colores prohibidos resulta casi imposible. Crane y Piantanida recurrieron a pintores para que tratasen de describirlos, pero esto tampoco solucionó el problema. Tercero, el experimento era difícil de reproducir. Crane había inventado su propio rastreador ocular, pero este era costoso y de difícil manejo. Por último, los investigadores no disponían de bases teóricas para explicar el resultado. Nosotros creemos que este fue el obstáculo principal. Resulta difícil reflexionar sobre lo que no encaja en el paradigma existente. Crane y Piantanida supusieron que habían circunvalado la parte del sistema visual responsable de la oponencia de color y activado un mecanismo de relleno perceptivo, pero no desarrollaron su idea.

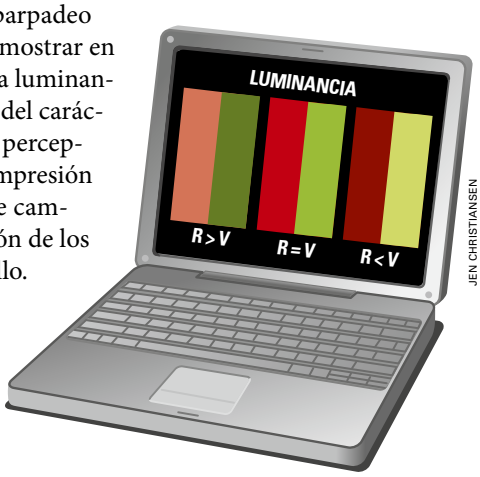
Nuestra idea

Hace algunos años se nos ocurrió un experimento para explicar las percepciones variables de los probandos de Crane y Piantanida. Sabíamos que, además de la estabilización de la imagen, existe otra situación que suscita una pérdida similar de nitidez en los bordes: dos colores adyacentes de la misma luminancia. La luminancia se parece al brillo percibido, si bien no es lo mismo. Dos colores son equiluminantes para un observador cuando, al permutarlos rápida y repetidamente, la sensación de parpadeo es mínima. (El «parpadeo» es la fluctuación en el brillo percibido que se experimenta al ver imágenes presentadas en sucesión y separadas por tiempos superiores al de recuperación de la retina, como en las viejas películas de cine.)

Cuando alguien mira fijamente dos campos adyacentes de colores equiluminantes, percibe que el borde de separación entre los colores se difumina y desaparece. Esto es siempre así, salvo en los pares formados por rojo y verde o por amarillo y azul. Sabíamos que tal efecto debilitante resultaba más poderoso cuanto menor era el movimiento ocular del observador, así que tal vez los efectos de equiluminancia y estabilización se combinasen en sinergia, provocando una desaparición del borde y una mezcla de colores lo bastante vigorosa como para que el fenómeno se produjese también con colores oponentes. Con el fin de poner a prueba esa idea, contamos con la ayuda del

EN BREVE: LUMINANCIA

La visión de colores prohibidos es más fácil si los dos campos cromáticos tienen la misma luminancia, magnitud similar al brillo. Dos colores son equiluminantes cuando su rápida alternancia produce en el observador una sensación de parpadeo mínima. Es difícil mostrar en material impreso la luminancia, habida cuenta del carácter subjetivo de su percepción. Además, la impresión en papel introduce cambios en la saturación de los colores y en su brillo.

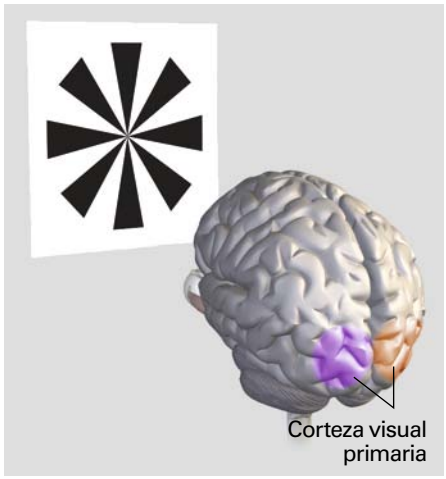


JEN CHRISTIANSEN

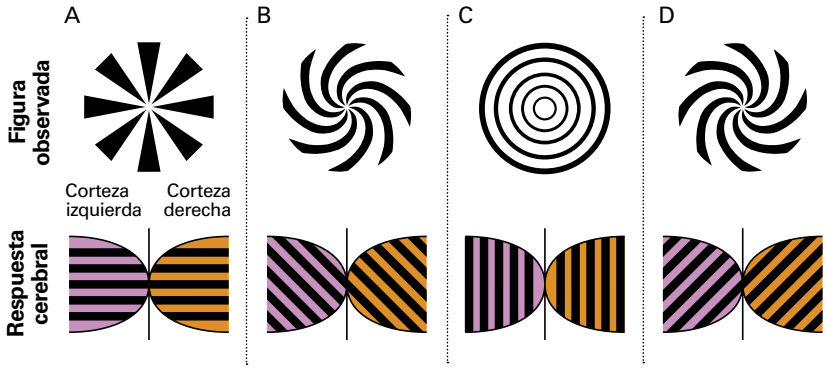
Alucinaciones controladas

Si alguna vez ha viajado en coche con los ojos cerrados por una carretera flanqueada por árboles, quizás haya experimentado los destellos provocados por la rápida sucesión de luces y sombras. Sobre un campo visual vacío (el interior de los párpados), este fenómeno puede inducir alucinaciones fugaces de figuras geométricas: círculos concéntricos, espirales y formas radiales. El estudio de los procesos cerebrales que provocan tales ilusiones resultaría más fácil si se pudieran estabilizar las alucinaciones y controlar el motivo que aprecia la persona.

GETTY IMAGES / ALAIN DAUSSIN



GEORGE RETSECK



La respuesta del cerebro a figuras reales da pistas sobre las bases neuronales de las ilusiones provocadas por una iluminación centelleante. Muchas figuras suscitan actividad a lo largo de franjas de neuronas de la corteza visual primaria. Cuando se mira una figura radial real, se activan franjas horizontales (*A*). Los círculos concéntricos excitan franjas verticales (*C*) y las espirales, franjas oblicuas (*B* y *D*). Se sospecha que las alucinaciones surgen cuando los destellos estimulan la corteza visual primaria y las excitaciones neuronales se organizan espontáneamente en patrones de franjas.

CATHERINE WILSON

Para controlar las alucinaciones provocadas por destellos, se presentaron pequeñas figuras (*en negro*) y se iluminó la zona vacía circundante (*1*) con destellos en rápida sucesión. El despliegue provocó alucinaciones (*en gris*) de círculos alrededor de las figuras radiales y de aspas rotatorias en torno a los círculos reales. Asimismo, se apreciaron efectos similares al iluminar con destellos el vacío central de figuras reales (*2*). El fenómeno recuerda lo que ocurre al mirar un campo gris contiguo a uno rojo: el gris se tiñe de verde (color oponente del rojo). Los círculos y las aspas parecen ser patrones oponentes.

teniente coronel Gerald A. Gleason, del Laboratorio de Investigación de la Fuerza Aérea y experto en movimientos oculares.

Fijamos a nuestros probandos al rastreador ocular de Gleason con mordedores y apoyos maxilares para minimizar los movimientos de la cabeza. Decidimos que los participantes en el experimento no fueran ni artistas, ni personas legas en nuestra especialidad. Queríamos que los sujetos fuesen investigadores de la visión formados en teoría del color, manifiestamente escépticos sobre la existencia de colores que en el marco de la teoría de Hering no es posible ni soñar, y capaces de tomar nota de sus observaciones en «visionés» («el lenguaje de la visión»), algo importante cuando uno está musitando con las mandíbulas apretadas sus observaciones. Y deseábamos disponer de probandos fidedignos, que dieran testimonio ante nuestros incrédulos colegas. Así pues, reclutamos a siete investigadores de la visión (entre ellos, a Billock y Gleason) que poseyesen una visión normal de los colores.

Dado que la percepción de la luminancia de colores distintos varía de unas personas a otras, empezamos midiendo las respuestas de nuestros sujetos al rojo, verde, amarillo y azul. A continuación, les mostramos campos adyacentes de rojo y verde o de amarillo y azul, debidamente adaptados a cada uno, de modo que les parecieran equiluminantes o claramente no equiluminantes.

La combinación de equiluminancia y de estabilización de la imagen demostró ser eficaz. En el caso de las señales equiluminantes, seis de nuestros siete observadores vieron colores prohibidos (el séptimo observador percibía solo grises, apenas comenzado cada experimento). El borde de separación se esfumaba, los colores fluían a través de este y se mezclaban.

En ocasiones, el resultado se parecía a un gradiente que corriera desde el rojo, en el lado izquierdo, hacia el verde, en el derecho, con todos los matices posibles de rojo verdoso y de verde rojizo en el medio. En otras ocasiones, observamos en el mismo lugar campos rojos y verdes, aunque a diferentes profundidades, como si a través de un tono viéramos el otro, pero sin decoloración en ninguno de los dos. A menudo, percibíamos un bonito verde rojizo o amarillo azulado uniforme que llenaba todo el campo.

Curiosamente, dos personas aseguraron que, tras la prueba, se sentían capacitadas para imaginar verdes rojizos y amarillos azulados, facultad que desaparecía con el tiempo. Podemos, pues, responder a la pregunta que el filósofo David Hume planteó en 1739: ¿es posible percibir un color nuevo? Lo es, aunque los llamativos colores nuevos que vimos fueran una composición de colores ya conocidos.

Nuestras observaciones nos llevaron a desarrollar un modelo de oponencia cromática que no se fundase en la teoría de sustracción en los circuitos neuronales. En nuestro modelo, poblaciones de neuronas compiten por su derecho a emitir una señal, de modo parecido a dos especies que se disputan un mismo nicho ecológico.

Las neuronas perdedoras no se extinguen; se limitan a enmudecer. Una simulación informática de esta competición reproduce correctamente la oponencia de color. En cada longitud de onda pueden vencer las neuronas «rojas» o las «verdes», pero no ambas a la vez (y lo mismo para las neuronas «amarillas» y «azules»). Ahora bien, si se elimina la competencia mediante la inhibición de conexiones entre las poblaciones neuronales, se posibilita la coexistencia de matices previamente beligerantes.

Franjas atigradas en el cerebro

En nuestro experimento, cuando la luminancia de los campos rojo y verde o azul y amarillo era acusadamente distinta, ninguno de nosotros pudo ver colores prohibidos. Sí percibimos texturas, como un resplandor verde sobre un campo rojo, o franjas de azul sobre un campo amarillo, justamente como algunos de los probandos de Crane y Piantanida. Quizás ellos utilizasen imágenes coloreadas que resultaban equiluminantes para algunos y acusadamente no equiluminantes para otros.

Tales configuraciones ilusorias de manchas y franjas resultaban desconcertantes. En otros contextos, el estudio de semejante tipo de figuras goza de una rica historia. Tales patrones se presentan en ciertas mezclas de reactivos químicos en las que los compuestos se difunden de forma asimétrica o a distintas velocidades. Alan Turing, matemático inglés y pionero de la computación, consideraba que estos modelos de reacción y difusión eran sistemas matemáticos dignos de investigación, capaces de modelizar las franjas que se observan en el pelaje de las cebras, las manchas de la piel del leopardo y toda una variedad de fenómenos biológicos. En particular, también las alucinaciones.

Son varios los desencadenantes de las alucinaciones visuales con motivos geométricos: drogas, migrañas, ataques epilépticos y, nuestro preferido, un estímulo visual denominado «destellos en campo vacío». David Brewster, inventor del caleidoscopio, investigó en el decenio de 1830 las alucinaciones de este tipo. Se dice que veía patrones geométricos al correr rápidamente con los ojos cerrados junto a una valla tras la que brillaba el sol. Así generaba, en el campo vacío del interior de sus párpados, una rápida secuencia de cambios de luz y de sombra (destellos). En la actualidad resulta más sencillo —y menos peligroso— reproducir el efecto si cerramos los ojos cuando viajamos como pasajeros en un coche que recorre una carretera flanqueada por árboles o, mejor aún, mirando la pantalla de un ordenador que se enciende y se apaga en rápida sucesión.

Entre las alucinaciones geométricas que produce dicho efecto se cuentan las aspas, los círculos concéntricos, las espirales, telarañas y panales. Jack D. Cowan, de la Universidad de Chicago, y G. Bard Ermentrout, entonces doctorando suyo y ahora en la Universidad de Pittsburgh,

descubrieron en 1979 que todas estas imágenes se correspondían con la excitación de franjas de neuronas en la corteza visual primaria, una región del cerebro alojada en su parte posterior y que participa en el procesamiento visual. Cuando una persona observa una imagen real formada por círculos concéntricos, se activan ciertas franjas verticales de la corteza visual primaria. Un motivo radial, como las aspas de un ventilador, provoca la excitación de hileras horizontales de neuronas. Las espirales activan franjas oblicuas.

Ermentrout y Cowan estaban en posición de explicar dichas alucinaciones geométricas si, en respuesta a los destellos, la corteza visual primaria generase, de forma espontánea, pautas de actividad neuronal organizadas en franjas. Cowan y otros colaboradores generalizaron en 2001 el modelo para explicar configuraciones más complicadas. Estos hallazgos, empero, no ofrecen una metodología procedimental capaz de inducir una alucinación concreta que permita estudiarla con detalle.

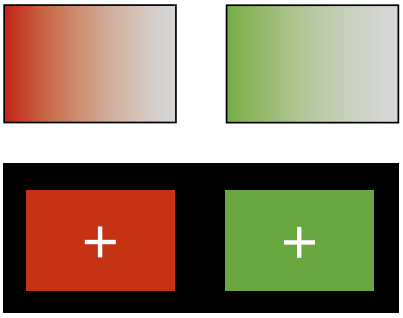
De hecho, los motivos inducidos por los destellos son, a la vez, impredecibles e inestables, probablemente porque cada destello perturba la alucinación anterior. Resultaría de gran ayuda disponer de una técnica capaz de evocar de forma estable una alucinación específica, para poder así examinarla durante un tiempo suficiente. Las alucinaciones visuales y los aspectos matemáticos de Turing sobre la formación de pautas permitirían entender mejor la dinámica del sistema visual humano.

Con el objetivo de estabilizar las configuraciones inducidas por destellos, nosotros nos inspiramos en otros sistemas de formación espontánea de figuras, pero que resultan predecibles si se les introduce un condicionamiento adecuado. Un ejemplo es el siguiente: imaginemos una sartén con una película de aceite que es calentada desde abajo y enfriada desde arriba. Si la diferencia de temperaturas alcanza un valor suficiente, el aceite caliente que sube y el frío que baja se organizan espontáneamente en una serie de cilindros horizontales que, contemplados desde arriba, aparecen como franjas. Cada cilindro gira sobre su eje; el fluido sube por un lateral y cae por el otro. Esta organización es estable, si los cilindros contiguos giran en sentidos opuestos, como las ruedas de un engranaje.

En condiciones normales, la orientación de los cilindros (es decir, la dirección de las franjas) se establece al azar a medida que se genera la configuración. Pero si se inyecta en una orientación determinada un chorro de fluido ascendente, la disposición de cilindros tiende a alinearse con él. Fortuitamente desorientados por este símil, decidimos averiguar si la presentación de un patrón determinado contiguo a una zona vacía centelleante lograría estabilizar la alucinación. En una serie de experimentos, fuimos mostrando dibujos de pequeños círculos o aspas de iluminación constante, a la vez que se iluminaba la zona vacía circundante con una serie de rápidos destellos. Los motivos fijos debían excitar en la corteza visual de los sujetos orientaciones concretas de franjas.

¿LOGRA VERLO?

La visión binocular puede proporcionar un método para percibir colores prohibidos. Trate de mirar fijamente y con los ojos bizcos estos pares de rectángulos, de modo que las áreas roja y verde se superpongan (en el ejemplo inferior, intente que las cruces blancas se unan). Al fusionarse, los colores compiten por parcelas de forma inestable. Cuando las parcelas intercambian sus colores, algunas personas logran ver fugazmente atisbos de verde rojizo (un color prohibido). Aun así, el método es mucho menos fiable que el de imágenes equiluminantes estabilizadas.



JEN CHRISTIANSEN, FUENTE: JEFFERY K. HOVIS, UNIVERSIDAD DE WATERLOO

Nosotros esperábamos que el estímulo inducido por la región centelleante ampliase el motivo al sumar franjas paralelas a las anteriores. Es decir, pensábamos que nuestros sujetos verían extenderse hacia la zona vacía las aspas o los motivos circulares.

Círculos y aspas

Para nuestra sorpresa, los participantes experimentaron el efecto contrario. Los pequeños círculos reales quedaban rodeados siempre por figuras ilusorias de aspas que giraban a una velocidad aproximada de una revolución por segundo. Recíprocamente, una iluminación fluctuante en torno a pequeños objetos físicos en forma de aspas evocaba alucinaciones con motivos circulares, en ocasiones palpitantes. Se obtuvieron resultados parecidos cuando el motivo real envolvía a un centro vacío y centelleante. La alucinación, en todos los casos, se hallaba confinada a la región fluctuante. Solamente se extendía al motivo real haciendo que este fluctuase también, encendiéndose y apagándose en sincronía con la luz de la región vacía.

Considerado en retrospectiva, no tendría que habernos sorprendido el resultado descrito. Hacia 1960, Donald M. MacKay, del Colegio King de Londres, demostró que, cuando se iluminaban con rápidos destellos patrones en aspa, se percibía una débil configuración de anillos concéntricos superpuestos a las aspas, y viceversa. Cabe interpretar que el resultado de MacKay obedece a cierta clase de oponencia.

Para comprender por qué, consideremos lo que ocurre tras un fuerte destello de luz roja: vemos una postimagen verde (el color oponente del rojo). Si el sistema visual

procesara como oponentes geométricos las formas radiales y los círculos concéntricos, las débiles formas observadas en la ilusión de MacKay podrían ser postimágenes geométricas presentes durante los momentos de oscuridad entre dos destellos consecutivos.

Nuestra nueva alucinación cuenta, además, con una analogía cromática: un campo rojo puede lograr que un campo gris adyacente adquiera un matiz verdoso. Creadas las condiciones dinámicas adecuadas (nuestro montaje de destellos), un motivo geométrico induce, en el campo vacío que tiene a su lado, el motivo geométrico complementario.

Dicho de otro modo, la ilusión de MacKay se basa en la oponencia geométrica separada en el tiempo (es decir, las aspas y los círculos aparecen en momentos distintos), mientras que nuestro efecto consiste en oponencia geométrica con separación espacial (las aspas y los círculos aparecen en regiones contiguas).

Aunque parezca que los colores prohibidos y las alucinaciones geométricas inducidas son mero ilusionismo de salón, lo cierto es que muestran aspectos importantes concernientes a la visión y a la naturaleza de las oponencias en la percepción. La visión de colores prohibidos revela que la oponencia cromática, que ha servido de modelo para todas las oponencias perceptivas, no se halla tan rígidamente implantada en los circuitos cerebrales como se pensaba. Puede que sean necesarios modelos de otro tipo (como el nuestro, basado en la competición) para comprender plenamente cómo maneja el cerebro los colores complementarios.

Los experimentos que estabilizan las alucinaciones geométricas ponen de manifiesto que, a pesar de su exótica apariencia, estas alucinaciones se comportan de modo parecido a otros efectos bien conocidos relativos al color. Reviste no parco interés la naturaleza neuronal de las oponencias geométricas.

En los motivos oponentes, las franjas de neuronas excitadas en la corteza visual resultan ser perpendiculares entre sí. ¿Podría esta propiedad indicarnos el modo en que el conexionado neuronal produce la oponencia? Para responder a esta y a otras preguntas, los investigadores tendrán que dar con nuevas vías para forzar al sistema visual hasta su punto de ruptura y más allá. ★

Artículo publicado en *Investigación y Ciencia* n.º 403

© *Scientific American*

PARA SABER MÁS

On seeing reddish green and yellowish blue. Hewitt D. Crane y Thomas P. Piantanida en *Science*, vol. 221, págs. 1078-1080, 1983.

Perception of forbidden colors in retinally stabilized equiluminant images: An indication of softwired cortical color opponency? Vincent A. Billock, Gerald A. Gleason y Brian H. Tsou en *Journal of the Optical Society of America A*, vol. 18, págs. 2398-2403; octubre de 2001.

What do catastrophic visual binding failures look like? Vincent A. Billock y Brian H. Tsou en *Trends in Neurosciences*, vol. 27, págs. 84-89, febrero de 2004.

Neural interactions between flicker-induced self-organized visual hallucinations and physical stimuli. Vincent A. Billock y Brian H. Tsou en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 104, págs. 8490-8495, 15 de mayo de 2007.

SciLogs
www.scilogs.es
La mayor red de blogs de investigadores científicos
ASTRONOMÍA | CIENCIA Y SOCIEDAD | FÍSICA Y QUÍMICA | MATEMÁTICAS | MEDICINA Y BIOLOGÍA | PSICOLOGÍA Y NEUROCIENCIAS | TECNOLOGÍA

Antropológica Mente
Antropología, cerebro y evolución
Emiliano Bruner
Centro Nacional de Investigación sobre Evolución Humana

La ciencia y la ley en acción
Las fronteras entre la ciencia y la ley
José Ramón Bertomeu Sánchez
Instituto de Historia de la Medicina y de la Ciencia López Piñero

Ciencia en tensión
Relaciones entre biomedicina y sociedad
Gregorio Valencia
Instituto de Química Avanzada de Cataluña

De ratones y humanos
Neurociencia imperfecta
Carmen Agustín Pavón
Universidad Jaume I de Castellón

En las entrañas de la mente
El cerebro y la inteligencia humana
Ignacio Morgado | Universidad Autónoma de Barcelona

El universo en el cerebro
Ritmos y oscilaciones de la mente
Antonio J. Ibáñez Molina
Universidad de Jaén

¿Eres investigador y te gustaría unirte a SciLogs?
Envía tu propuesta a **redaccion@investigacionyciencia.es**

Y muchos más...

Sigue también Scilogs internacional | .com | .be | .fr | .de

MIOPÍA Acabar con los altos índices de miopía se ha convertido en un problema sanitario a escala mundial. Un simple cambio en nuestra conducta diaria podría ser la solución

La epidemia de la miopía

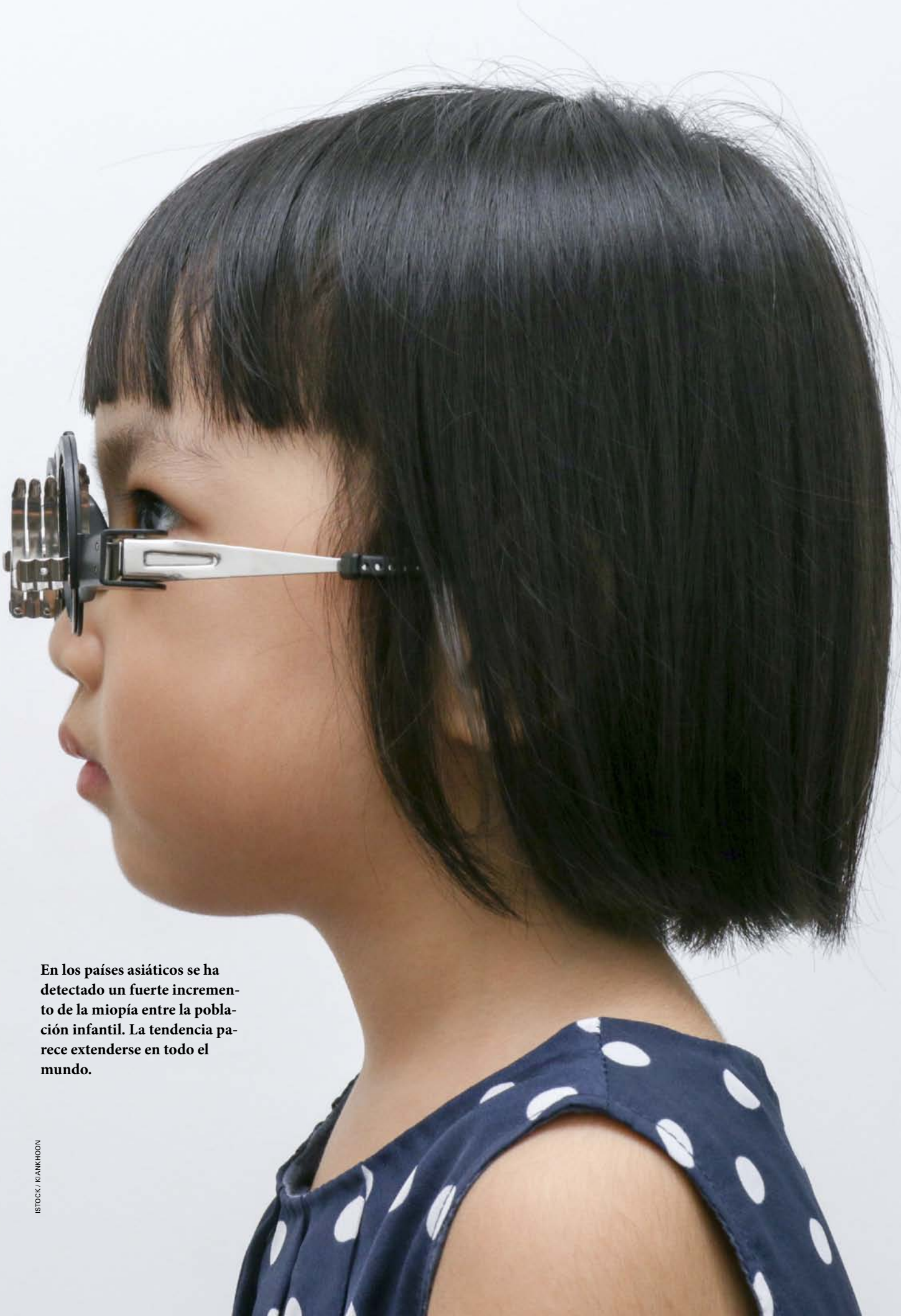
DIANA KWON

Los niños de Singapur viven a diario una fuerte presión académica. Después de una jornada escolar, que puede durar entre seis y ocho horas, muchos alumnos asisten a clases extraescolares en centros educativos privados y, ya en casa, trabajan hasta la noche para tener los deberes listos para el día siguiente. Con el aumento de las horas de estudio en las últimas décadas se ha incrementado también el índice de miopía en el país, hasta alcanzar proporciones epidémicas. Entre un 80 y un 90 por ciento de los recién graduados en las escuelas superiores de Singapur son miopes. Lo mismo puede decirse de China, Taiwán, Japón y Corea de Sur, países donde los alumnos pasan mucho más tiempo inclinados sobre un pupitre o sentados frente al ordenador que los jóvenes de generaciones anteriores. Las cifras crecen también en otros países desarrollados. En Estados Unidos, la prevalencia de miopía casi se ha duplicado: ha pasado del 25 por ciento en los años setenta hasta el 42 por ciento a principios de 2000.

Si continúa la tendencia actual, más de la mitad de los habitantes del mundo (hasta cuatro mil millones de personas) necesitarán gafas en 2050, prevén los investigadores del australiano Instituto de la Visión Brien Holden. Esta alarmante predicción, publicada a principios del presente año en la revista *Ophtalmology*, se basa en el análisis de 145 investigaciones sobre los índices de miopía en todo el mundo. «Se trata de una estadística realmente preocupante», afirma Kovin Naidoo, investigador de la visión en la Universidad de KwaZulu-Natal en Sudáfrica, quien ha participado en el estudio. «Cualquier problema de salud pública que afecte al 50 por ciento de la población resulta de vital importancia.»

El globo ocular de las personas miopes es ligeramente alargado. Esta alteración provoca que las imágenes se formen frente a la retina en lugar de hacerlo sobre ella, de manera que los objetos lejanos se perciben borrosos. Por lo común, la miopía aparece en la infancia o adolescencia y continúa progresando hasta llegar a la veintena, edad en la que los ojos completan su desarrollo.

Para la mayoría de las personas miopes, la visión clara puede restablecerse fácilmente recurriendo a lentes de contacto, gafas o cirugía. Sin embargo, en los casos graves o, como denominan los oftalmólogos, de miopía



En los países asiáticos se ha detectado un fuerte incremento de la miopía entre la población infantil. La tendencia parece extenderse en todo el mundo.

ISTOCK / KIANKHOON

alta, los ojos continúan alargándose hasta límites peligrosos, con lo que aumenta el riesgo de desprendimiento de retina, cataratas, glaucoma u otras patologías que pueden llevar a la ceguera. El reciente estudio predice que los casos de miopía alta también aumentarán en los próximos años: de un 3 por ciento en el año 2000 ascenderán a un 10 por ciento en 2050, y unos 938 millones de afectados correrán el riesgo de perder la visión.

Durante mucho tiempo, los científicos atribuyeron la miopía a factores genéticos. No obstante, dicho supuesto no explica por qué los índices de este defecto óptico han alcanzado niveles de epidemia tan rápidamente. Se sabe que los factores ambientales desempeñan un papel importante; entre ellos, el más obvio es el tiempo cada vez mayor que dedicamos a actividades de cerca, como leer, escribir o mirar una pantalla. Sin embargo, estudios más recientes proponen otra explicación: si bien la luz brillante del sol ayuda a regular el crecimiento normal del ojo, un tiempo excesivo en un ambiente de interior (sea estudiando, jugando con videojuegos o realizando cualquier otra actividad) altera ese proceso. Este hallazgo abre la puerta a un nuevo y sencillo método para prevenir la miopía: llevar a los niños al aire libre.

Ratones de biblioteca con gafas

Toda visión empieza con la luz. La pupila aumenta o disminuye para controlar la cantidad de luz que entra en el ojo. La córnea y el cristalino desvían los rayos luminosos, enfocándolos directamente a las células nerviosas de la retina. En este lugar, los conos y los bastones entran en juego convirtiendo la luz en impulsos eléctricos que llegan hasta el cerebro. Si todo va bien, este viaje nos permite ver el mundo que nos rodea. Sin embargo, cualquier fallo en el proceso nos crea problemas.

Cuando el globo ocular es demasiado largo, los rayos luminosos se enfocan en un punto situado por delante de la retina y esta envía al cerebro una imagen borrosa. Podemos compensarlo mediante un estrabismo, que modifica el cristalino y reajusta el camino recorrido por la luz. Pero se trata solo de una solución temporal. Después de algunos meses forzando los músculos oculares para ver la pizarra, el niño (o sus padres o profesores) se dará cuenta de que sufre un problema de visión y comenzará a usar su primer par de gafas.

En Asia, estas visitas al óptico tuvieron su apogeo hace medio siglo. Algunos de los primeros datos que demostraban que se trataba de una epidemia de miopía se obtuvieron de estudios llevados a cabo con militares de Singapur. En este país, el servicio militar de dos años de duración es obligatorio para los varones y todos los reclutas deben pasar por una revisión oftalmológica, por lo que los investigadores disponen de información sobre prácticamente toda la población masculina. Los datos revelan que los casos de miopía han experimentado un aumento notable a lo largo de los años: del 26 por ciento a finales de los años setenta del siglo pasado al 43 por ciento en los años ochenta, hasta alcanzar un 83 por ciento a finales de la década de los noventa. «Creemos que el efecto generacional más importante ocurrió porque, hace unos cincuenta años, el sistema escolar era diferente, no era tan intensivo», explica Seang-Mei Saw, jefe de la unidad de miopía del Instituto para la Investigación Ocular de Singapur. «Si usted habla con las generaciones viejas y jóvenes sobre lo que hacían en la escuela, comprobará que el estilo de vida ha cambiado de manera considerable.»

En muchos países asiáticos recientemente industrializados, la educación severa se ha convertido en una norma que forma parte de una competencia feroz entre las universidades nacionales. En Shangai, los jóvenes de 15 años destinan unas 14 horas a la semana a realizar deberes en casa. La miopía es común entre la élite intelectual. De acuerdo con el estereotipo del típico ratón de biblioteca con gafas, las personas con un grado de educación elevado y una puntuación del cociente de inteligencia alta, cuentan con más posibilidades de necesitar gafas. «Un dato consistente en ese sentido es que las personas que tienen más años de educación son más miopes», señala Ian G. Morgan, investigador de la miopía en la Universidad Nacional de Australia.

La conexión parece clara: más educación significa pasar más tiempo trabajando en un lugar cerrado, lo cual causa un crecimiento irregular. Sin embargo, un

En síntesis: El sol como aliado

1 Algunos investigadores estiman que en el año 2050 la mitad de la población mundial sufrirá miopía. Este aumento sugiere que cada vez más personas corren el riesgo de desarrollar problemas de visión graves.

2 Aunque durante una época la miopía se atribuyó a la fatiga de la vista a causa del trabajo cercano (leer y escribir), recientes hallazgos sugieren que la exposición a la luz natural constituye un factor fundamental para garantizar el desarrollo normal del ojo.

3 Aumentar el tiempo que los niños pasan al aire libre y bajo el sol podría ayudar a detener los crecientes índices de miopía, según han demostrado estudios en humanos.

LA AUTORA

Diana Kwon es escritora científica.

estudio más detallado de la miopía complica el asunto. Existen pruebas que sostienen que la falta de tiempo al aire libre ha contribuido más al boom de la miopía que el trabajo de cerca. Un estudio llevado a cabo en 2007 por investigadores de la Universidad del estado de Ohío fue el primero en llegar a esta conclusión. A partir de los datos que proporcionaron los padres de 514 escolares, hallaron que si se valora el tiempo que se pasa al aire libre y la miopía familiar, el efecto de las horas de lectura desaparece.

Por la misma época, científicos de Singapur y Australia, dirigidos por Kathrin Rose, a la sazón en la Universidad de Sídney, realizaron otra investigación basada en el resultado de encuestas que comparaban la prevalencia de miopía en niños de seis y siete años con ascendencia china en Sídney y Singapur. Encontraron que, a pesar de que los niños australianos dedicaban más tiempo a la lectura y al trabajo de cerca, solo el 3 por ciento eran miopes comparado con el 29 por ciento de los niños de Singapur. «En la actualidad, los niños de Australia llevan a cabo más actividades de cerca porque leen por placer, mientras que los niños de Singapur solo leen para la escuela», afirma Morgan, uno de los investigadores del estudio.

Frenar el aumento de miopes

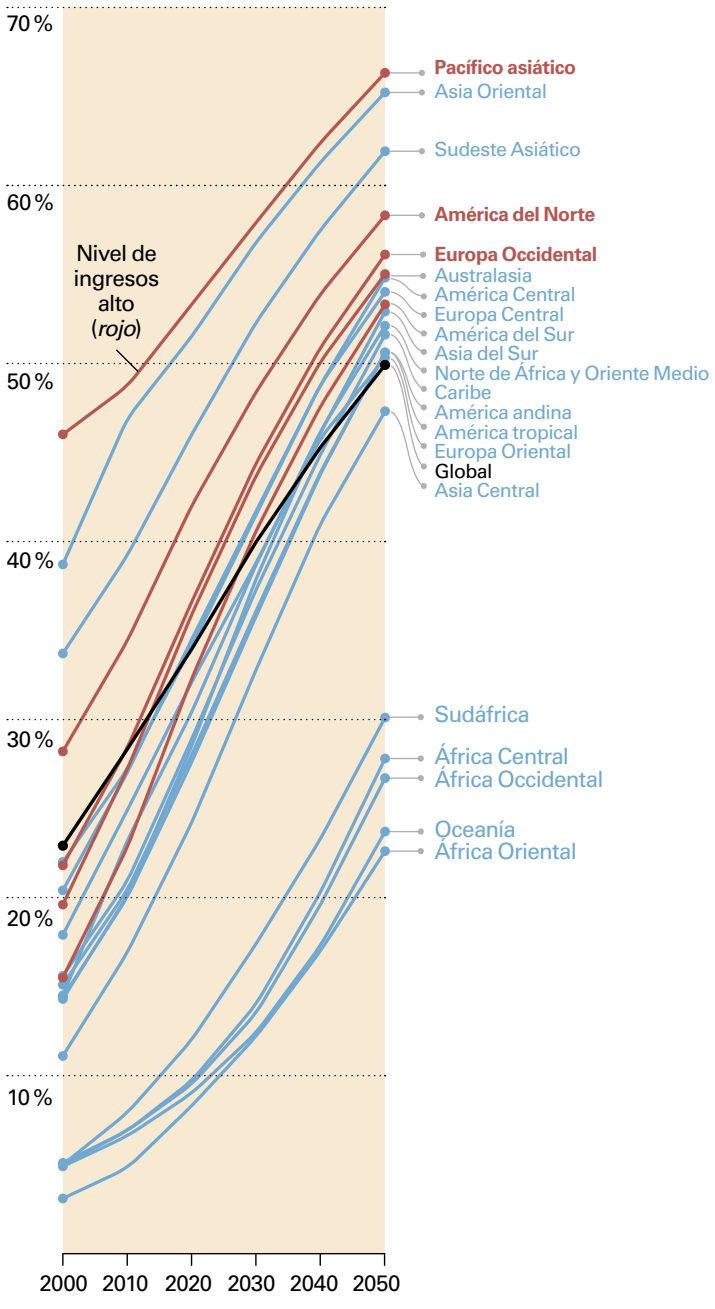
En resumen: la estancia al aire libre ayuda a prevenir la miopía, pero ¿por qué? Esta pregunta resulta difícil de contestar a partir de estudios con humanos. Para averiguar los mecanismos responsables, los investigadores necesitan disponer de muestras del interior del ojo. Con este objetivo, los científicos provocan la miopía en animales, entre ellos, pollos, tupayas y monos. Un método para conseguirlo consiste en evitar que la luz llegue a los ojos de los individuos, cosiéndolos temporalmente o cubriéndolos con anteojeras deslustradas. Sin el contacto con el mundo exterior, los ojos de los animales jóvenes crecen más de lo normal y presentan miopía. Un segundo método reciente consiste en colocar lentes sobre los ojos, de manera que enfoquen las imágenes por detrás de la retina. Como consecuencia, los ojos compensan de manera gradual la imagen borrosa, de modo que se convierten en más alargados, y de esta forma, en miopes. Aunque tales experimentos han aportado muchos conocimientos, algunas cuestiones continúan sin resolverse.

Con todo, estas técnicas revelan que cuando la retina detecta imágenes borrosas emite señales químicas dentro del ojo que controlan la magnitud que ha de adquirir el globo ocular y a la velocidad que debe crecer. Thomas Norton, investigador que estudia la miopía en animales en la Universidad de Alabama en Birmingham, afirma: «Si usted puede convencer a las células [de la retina] de que no envíen señales para aumentar el tamaño del globo ocular, bien eliminando las imágenes borrosas o bien por estimulación química, puede frenar el avance de la miopía».

Las cifras de la miopía se disparan

La prevalencia de la miopía en una determinada región tiende a crecer a medida que se incrementan los ingresos. Al parecer, las personas con más recursos económicos pasan más tiempo en espacios interiores.

Algunos de los primeros datos sobre la epidemia mundial de miopía proceden de Asia, donde las prácticas educativas intensivas pueden contribuir al rápido aumento.



TIFFANY FARRANT-GONZALEZ (*ilustración*); FUENTES: «GLOBAL PREVALENCE OF MYOPIA AND HIGH MYOPIA AND TEMPORAL TRENDS FROM 2000 THROUGH 2050» POR BRIEN A. HOLDEN ET AL. EN *OPHTHALMOLOGY*, VOL. 123, N.º 5, MAYO DE 2016 (*prevalencia de la miopía*); GLOBAL BURDEN OF DISEASES, INJURIES, AND RISK FACTORS STUDY, INSTITUTE FOR HEALTH METRICS AND EVALUATION (*clasificación por nivel de ingresos*)

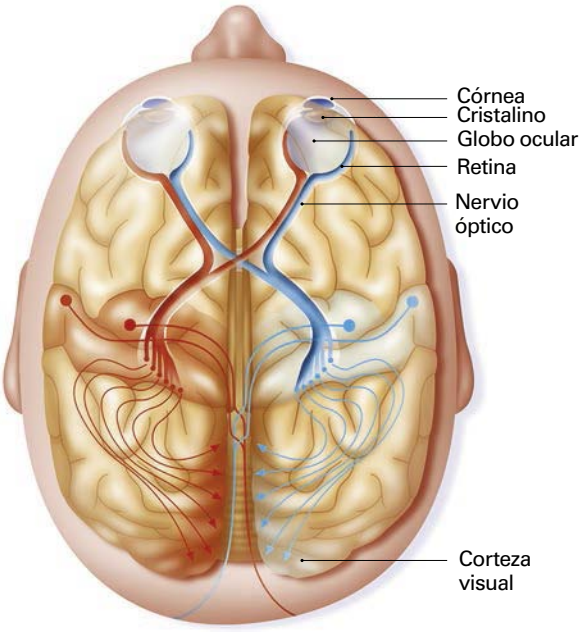
De continuar la tendencia actual, más de la mitad de la población mundial necesitará gafas en 2050, y los casos de miopía grave, condición que puede llevar a la ceguera, se triplicarán

Aunque los científicos todavía no han identificado todas las sustancias que intervienen en la emisión de esas señales, parece que una de ellas es la dopamina, un neurotransmisor que previene el crecimiento del ojo. La luz estimula la secreción de dopamina, fenómeno que sugiere que puede intervenir en los efectos antimiópicos de la luz. En los lugares cerrados, la intensidad de la luz suele ser baja. Por lo general, los despachos o las aulas presentan unos niveles de iluminación de entre 100 y 500 lux. En comparación, un día nublado puede proporcionar más de 15.000 lux, y un día soleado de verano, hasta 130.000 lux. Norton aclara: «Hoy en día se piensa que los elevados niveles lumínicos que se encuentran al aire libre aumentan la cantidad de dopamina que se produce y se segrega en la retina; ello contrarresta las señales que hacen que crezca el ojo».

Un grupo de la Universidad de Tubinga constató este supuesto por primera vez en 2009. Según hallaron, la exposición a la luz solar (30.000 lux) y a luces artificiales potentes (15.000 lux) previene con éxito la miopía en pollos. Los mismos investigadores descubrieron un año más tarde que, tras inyectar espiperona (fármaco que bloquea la actividad de la dopamina) en los ojos de los pollos miopes, el efecto protector de la luz ya no se producía en estos animales. Poco después, otro grupo demostró el efecto protector de la luz en monos. No obstante, resulta poco probable que la dopamina sea la única protagonista de la historia. En 2011, un estudio con cobayas demostró que los fármacos que aumentan la actividad de la dopamina no prevenían todos los casos de miopía.

Algunos investigadores piensan que el tiempo de exposición a la luz constituye un factor importante. Como muchos otros sistemas de nuestro organismo (la temperatura corporal o la secreción de hormonas, entre otros), la longitud de los globos oculares sigue un ciclo diario (tienden a ser más largos al mediodía). Los niveles de dopamina en el ojo fluctúan también a lo largo del día: aumentan durante las horas de sol y disminuyen por la noche. La melatonina, que sigue el ritmo contrario (aumenta por la noche), también desempeña un papel en el desarrollo del globo ocular. El hecho de que estos vaivenes temporales modulen el crecimiento del ojo sugiere que el ritmo circadiano pueda influir en la salud ocular. Debora L. Nickla, de la Escuela de Optometría de Nueva Inglaterra, y otros científicos investigan si una alteración del ritmo circadiano cumple alguna función en el desarrollo de la miopía.

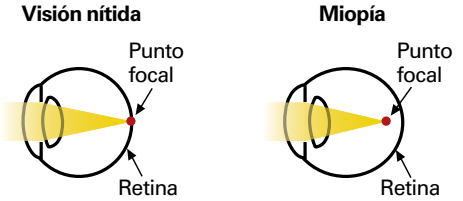
Estudios pioneros en pollos demostraron que los ojos crecen en exceso tanto si los animales se encuentran constantemente en un ambiente con luz como si viven



GETTY IMAGES (*cerebro*); *SCIENTIFIC AMERICAN MIND* (*diagramas*);
FUENTE: ANDREI V. TKATCHENKO CENTRO MÉDICO DE LA UNIVERSIDAD DE COLUMBIA (*diagramas*)

Mecanismos del ojo

La visión empieza cuando los rayos de luz abandonan las superficies y entran en los ojos. Por lo general, la córnea y el cristalino se encargan de que la imagen resultante se enfoque en un punto de la retina alojada en el fondo del globo ocular. Allí, la imagen se convierte en impulsos que se transmiten por el nervio óptico hasta el cerebro. El ojo de una persona con miopía es demasiado largo, de manera que la imagen queda corta y la retina recibe una versión borrosa.



Frenar la progresión de la miopía

La estancia al sol puede ayudar a prevenir la miopía o a retrasar su aparición, pero es probable que no aporte ningún beneficio a los niños miopes. Los científicos están investigando una variedad de métodos que logren enlentecer el crecimiento del ojo que causa el trastorno de visión. Ello resulta crucial para prevenir la miopía grave, la cual puede derivar en ceguera.

Gotas oftálmicas de atropina

Las gotas de atropina, una sustancia que bloquea los receptores de la acetilcolina en el ojo, pueden frenar o enlentecer el progreso de la miopía.

Desde los años noventa del siglo pasado, los investigadores están estudiando su utilidad. Los primeros resultados revelaron efectos colaterales inesperados: dilatación de la pupila, parálisis de los músculos oculares y visión borrosa de los objetos cercanos. Sin embargo, a pequeñas dosis, no tiene apenas efectos secundarios y resulta más eficaz que a dosis mayores. La atropina a pequeñas dosis supone una de las opciones terapéuticas mejor estudiadas y más prometedoras. Se halla disponible en muchos países asiáticos. En Estados Unidos, la Agencia Federal de Fármacos y Medicamentos solo ha aprobado el uso de dosis altas.

Ortoqueratología

Las lentes de contacto ortoqueratológicas aplanan temporalmente la córnea (capa transparente que cubre la parte anterior del globo ocular). Se aplican durante el descanso, de manera que permiten ver con claridad durante el día.

En un inicio, se usaron para corregir la visión borrosa a larga distancia. Desde entonces, diversos ensayos han demostrado que pueden enlentecer la progresión de la miopía.

Son lentes caras. El ajuste inicial y el primer par puede costar entre casi 1400 y algo más de 1800 euros. Por otra parte, algunos oftalmólogos advierten que llevarlas durante la noche puede aumentar el riesgo de infecciones oculares.

Lentes de contacto multifocales y gafas

Las lentes correctoras multifocales convencionales (de contacto o gafas) varían la distancia focal que traslada la imagen desde detrás de la retina hasta situarla directamente sobre ella. Estas lentes no pueden corregir la imagen de los objetos cercanos en la periferia del campo visual que aparecen borrosos en el ojo miope. Algunos estudios demuestran que este efecto borroso puede estimular, a la larga, el crecimiento del ojo (si bien a una velocidad menor que en el caso de no usar lentes).
Para evitar el empeoramiento de la miopía, los investigadores han desarrollado un nuevo tipo de lentes correctoras con regiones de diversas distancias focales, de manera que corrigen las diferencias en los márgenes del campo visual. Estudios recientes en humanos confirman su eficacia para reducir la progresión de la miopía.

---

en permanente oscuridad. Sin embargo, estos estudios no ofrecían una imagen precisa del fenómeno, puesto que alteraban los ritmos circadianos de manera tajante, afirma Nickla. La investigadora estudia actualmente qué ocurre cuando estos ritmos se modifican de manera más sutil. Uno de sus estudios recientes, publicado este año en *Experimental Eye Research*, demuestra que dos horas de luz (700 lux) en medio de la noche resultan suficientes para alterar el crecimiento del ojo. Estos estudios preliminares apuntan la posibilidad de que, como los niños dedican más horas nocturnas a navegar por Internet o a leer libros de texto, la alteración de los ciclos circadianos pudiera influir en el desarrollo de sus ojos.

Salvar la vista

A pesar de que existen muchas incógnitas abiertas sobre el modo en que la luz afecta el crecimiento del ojo, algunos investigadores clínicos han empezado a poner a prueba la prevención de la miopía a partir de la luz. También agencias gubernamentales de países asiáticos han comenzado a impulsar estas intervenciones ante la magnitud del problema de la miopía.

Desde 2009, un grupo dirigido por Pei-Chang Wu, del Hospital Memorial Kaohsiung Chang Gund, investiga la evolución de 571 alumnos de escuela primaria de Taiwán. Durante un año, la mitad de los niños dispuso de 80 minutos más al día para el descanso al aire libre. Según se comprobó, solo el 8 por ciento de estos escolares desarrolló miopía a lo largo del curso; en cambio, el 17 por ciento del otro grupo necesitó gafas.

Por la misma época, Morgan, junto con otros investigadores, llevó a cabo un estudio similar en Guangzhou, China. Encontró que entre los niños que contaron con 40 minutos de más para las actividades obligatorias diarias al aire libre durante tres años presentaban un 23 por ciento menos de probabilidades de desarrollar miopía en comparación con los alumnos que no disponían de ese tiempo extra.

Si bien la luz solar puede proteger a los niños del desarrollo de la miopía, no está claro si puede detener su progresión en aquellos que ya necesitan gafas. En palabras de Saw: «Existen resultados variados». Algunos estudios han descubierto que las actividades al aire libre ejercen un efecto modesto sobre la progresión de la miopía; otros,

entre ellos el de Wu, demuestran que la estancia en espacios exteriores no modifica la visión de los niños miopes.

El retraso de la edad a la que se sufre miopía podría ejercer un gran impacto. La aparición precoz aumenta el riesgo de una miopía grave, puesto que el ojo cuenta con más tiempo para deformarse. Por fortuna, para los niños que presentan miopía existen otras opciones terapéuticas que pueden frenar la progresión, entre las que se encuentran las gotas de atropina y unas lentes de contacto con un diseño especial (*véase recuadro* «Frenar la progresión de la miopía»). Pese a ello, Norton asegura: «La miopía es un problema persistente muy difícil de afrontar y del que no nos podemos desprender fácilmente».

Un futuro nítido

En los países asiáticos, con una cultura basada en los logros académicos, las actividades que requieren una dedicación ajena al estudio no constituyen la mejor opción. Morgan recuerda: «En el ensayo que efectuamos en Guangzhou, empezamos a recibir reproches de los padres, incluso después de los tres años del período de investigación. "Ustedes han malgastando el tiempo de nuestros niños. Si no hubieran estado al aire libre, hubieran estado estudiando", nos decían».

En la actualidad, Morgan y sus colaboradores indagan métodos alternativos para que los niños reciban la luz solar que necesitan. Una idea consiste en la construcción de una aula de cristal, semejante a un invernadero, donde los estudiantes pueden recibir hasta 9000 lux de luz solar. Ya que este tipo de edificios resultan caros, investigan otra opción que comporte una proporción coste-beneficio más favorable, a saber, la instalación de unas lámparas que proporcionen hasta 10.000 lux. Estudios de viabilidad demuestran que los niños aceptan ambas técnicas. Los científicos esperan trasladar estas ideas a estudios clínicos en los próximos dos años.

En Singapur, Saw y sus colaboradores trabajan para promocionar el tiempo en espacios exteriores. «A los niños les gusta estar al aire libre, pero a veces carecen de oportunidades para hacerlo», comenta Saw. Marcadores que miden el tiempo de permanencia en el exterior y visitas guiadas de fin de semana al parque pueden ayudar a padres y profesores a estimular a los niños para que permanezcan menos tiempo en lugares cerrados, explica la investigadora.

Incluso en los lugares donde los índices de miopía son bajos, los expertos creen que estos irán en ascenso a medida que aumente la modernización. En África, la tecnología ha avanzado con rapidez en los últimos años. «Las personas han pasado directamente de los teléfonos rurales a los móviles, y los niños emplean cada vez más tiempo con los ordenadores», advierte Naidoo. Y agrega: «Tenemos una oportunidad de prevenir las tendencias que se han desarrollado en el resto del mundo».

No obstante, el acceso a los cuidados oculares suele ser limitado en estas regiones. Y las prescripciones correctas son de vital importancia, puesto que si no se corrige una visión borrosa, su progresión puede empeorar. Naidoo, junto con los otros investigadores, trabaja para promover programas que proporcionen gafas a los niños de los países en vías de desarrollo.

De momento, el consenso parece claro: la luz solar ayuda sobre todo a los niños que todavía no sufren miopía. Morgan añade: «Llevar a los más jóvenes al aire libre es la opción más fácil y más barata».

En cierto sentido, la epidemia de la miopía constituye uno de los muchos ejemplos de que el progreso humano nos conduce, de manera inadvertida, a separarnos de los hábitos más saludables. Igual que los humanos de generaciones pasadas, necesitamos dormir siete horas, practicar ejercicio con regularidad y comer una dieta equilibrada. Y, según ha revelado la ciencia en fecha reciente, otra manera simple de mejorar nuestra salud consiste en alejarnos por unas horas de las lámparas de mesa y los dispositivos electrónicos para disfrutar del aire libre bajo el sol. ★

Artículo publicado en *Mente y Cerebro* n.º 80

© *Scientific American Mind*

PARA SABER MÁS

Myopia. Ian G. Morgan, Kyoto Ohno-Matsui y Seang-Mei Saw en *Lancet*, vol. 379, págs. 1739-1748, mayo de 2012.

Ocular diurnal rhytmus and eye growth regulation: Where are 50 years after Lauber. Deborah L. Nickla en *Experimental Eye Research*, vol. 114, págs. 25-34, septiembre de 2013.

Look into my eyes. Arryn Robbins y Michael C. Hout en *Mind of Scientific American*, enero-febrero de 2015.

Global prevalence of myopia and high myopia and temporal trends from 2000 through 2050. Brien A. Holden et al. en *Ophtalmology*, vol. 123, n.º 5, págs. 1036-1042, mayo de 2016.

EN NUESTRO ARCHIVO

Función procesadora de la retina. Thomas Euler en *MyC* n.º 7, 2004.

Procesamiento visual de la información. Frank Werblin y Botond Roska en *IyC*, junio de 2007.

PACKS TEMÁTICOS

Minicolecciones de monografías
sobre temas científicos clave

EL CEREBRO

- El cerebro, hoy
- El cerebro
- Las neuronas
- Neuroglia

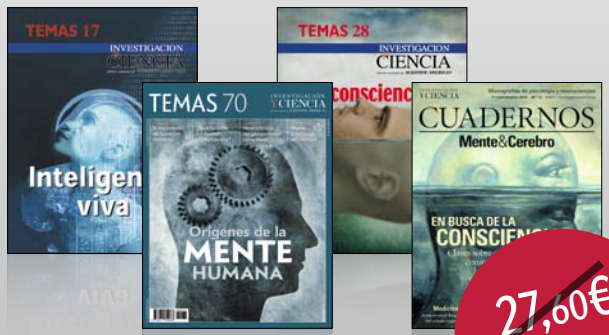
~~27,60€~~ **21,99€**

LENGUAJE HUMANO

- El lenguaje humano
- Lenguaje y comunicación
- Multilingüismo (SOLO DIGITAL)

~~18,40€~~ **14,99€**

INTELIGENCIA Y COGNICIÓN



- Inteligencia viva
- La consciencia (SOLO DIGITAL)
- Orígenes de la mente humana
- En busca de la consciencia

~~27,60€~~ **21,99€**

PERCEPCIÓN

- Los cinco sentidos
- Ilusiones
- El mundo de los sentidos

~~20,70€~~ **15,99€**

Descubre estos y muchos otros packs temáticos en

www.investigacionyciencia.es/catalogo

Teléfono: 934 143 344 | administracion@investigacionyciencia.es

Prensa Científica, S.A.

HEMIOMISIÓN Las personas que sufren trastorno de omisión no consiguen percibir una imagen completa de la realidad

Un mundo a medias

VILAYANUR S. RAMACHANDRAN
Y DIANE ROGERS-RAMACHANDRAN

En fecha reciente, una joven, llamémosle Sally, sufrió un accidente cerebrovascular que causó la lesión de su lóbulo parietal derecho, sin afectar a otras partes del encéfalo. El lado izquierdo de su cuerpo —controlado por el hemisferio derecho— quedó paralizado. Por fortuna, continuó siendo la misma mujer inteligente y conversadora de antes de sufrir el ictus.

Su padre detectó, no obstante, algunos síntomas preocupantes que, curiosamente, la propia Sally parecía desconocer. Cuando trataba de moverse por la sala en su silla de ruedas, a menudo chocaba contra los objetos situados a su izquierda.

Mediante pruebas más exhaustivas, se pudo comprobar que Sally presentaba indiferencia a los objetos situados a su izquierda o a los acontecimientos que sucedían en dicho lado, aunque no era ciega a ellos: si se le llamaba la atención, los veía. Su visión era normal; el problema consistía en que no tomaba en consideración el mundo situado a su izquierda. Por ejemplo, al comer, consumía solo los alimentos situados a su derecha y prescindía de la mitad izquierda de la bandeja. Pero si se le indicaba que mirara hacia los alimentos situados a su izquierda, Sally podía verlos perfectamente y extender la mano para tomarlos.

Las deficiencias de Sally señalan que sufre de hemiomisión u omisión, fenómeno que puede también presentarse de forma aislada, sin acompañamiento de parálisis importante.

Semillas de omisión

¿Cómo se originan tales perturbaciones de la percepción? La omisión constituye, en esencia, un trastorno de la atención. Aunque el cerebro humano dispone de unos 100.000 millones de neuronas, en un momento dado solo puede estar activo un pequeño subconjunto del total, creando pautas significativas. Tal límite provoca un atasco en la atención. Por dicho motivo, en la figura 1 (*véase*

En síntesis: Una cuestión de atención

1 Los afectados de hemiomisión (también omisión o síndrome neurológico de la atención) solo toman en consideración la mitad derecha de su campo visual.

2 La omisión se produce como consecuencia de una lesión en el hemisferio derecho. En esencia, se trata de una deficiencia de la atención.

3 En este trastorno tampoco se percibe la posible parálisis de la mitad izquierda del cuerpo (anosognosia) y el reflejo de esta en el espejo (agnosia especular).

MODIFICADO A PARTIR DE ISTOCK / ZHEKA-BOSS

Los pacientes con trastorno de omisión consumen los alimentos que se hallan a la derecha del plato; los de la izquierda, los dejan intactos.

página 52) podemos ver ora un patito, ora un conejo, pero nunca los dos animales a la vez. Ello explica también por qué, al conducir, no somos conscientes de la mayoría de las cosas que acontecen a nuestro alrededor, mientras mantenemos la atención fijada en un peatón que se encuentra delante. Bajo ese prisma, el síndrome neurológico de la desatención constituye en realidad una versión florida y exagerada del tipo de omisión en la que todos incurrimos para evitar la sobrecarga sensorial.

Para comprender tales omisiones, convendrá recordar un poco de anatomía. Las señales visuales de la retina son enviadas por el nervio óptico y escindidas en dos rutas paralelas, conocidas por «antigua» y «moderna» para expresar el momento de su evolución. La primera, a veces llamada ruta «dónde», prosigue y penetra en los lóbulos parietales; interviene en la localización de objetos circundantes y nuestra orientación respecto a ellos. La segunda se prolonga hasta la corteza visual, desde la cual parten otras dos rutas, llamadas «qué» y «cómo», que alcanzan hasta los lóbulos temporal y parietal, respectivamente. La senda «qué» participa en el reconocimiento e identificación de objetos, mientras que la «cómo» nos indica la forma de atender e interactuar con objetos.

Las sendas «cómo» y «dónde» convergen sobre la corteza parietal y se hallan funcionalmente vinculadas: resulta necesario procesar ambas para saber dónde se encuentra una silla y cómo moverse para no tropezar con ella. Sally había sufrido una lesión en la ruta «cómo» de su hemisferio cerebral derecho, por lo que prescindía de los objetos situados a su izquierda.

Resulta curioso que tal omisión se aprecie únicamente en lesiones producidas en el hemisferio derecho. ¿Por qué las lesiones en el hemisferio izquierdo no implican la omisión de la mitad derecha del mundo? Marsel Mesulam, de la Universidad Harvard, ha propuesto una ingeniosa explicación. El hemisferio derecho, que cuenta con mayores recursos para la atención y desempeña una función preeminente en la visión espacial, es capaz de supervisar en su totalidad la escena visual —los hemicampos izquierdo y derecho— de forma simultánea. El parietal izquierdo, en cambio, solo puede atender al lado derecho del mundo. Por ello, cuando el hemisferio izquierdo se lesiona, el derecho es capaz todavía de compensar la deficiencia. Sin embargo, si el órgano lesionado es el parietal derecho, el campo visual izquierdo queda desatendido. En otras palabras, se produce la omisión unilateral.

LOS AUTORES

Vilayanur S. Ramachandran y *Diane Rogers-Ramachandran* investigan en el Centro para el Cerebro y la Cognición en la Universidad de California en San Diego.

1. Nuestro cerebro recurre en cierta medida a la omisión para evitar la sobrecarga sensorial. Por ese motivo, en esta imagen vemos un pato o un conejo, pero no ambos a la vez.

El diagnóstico de omisión resulta sencillo. La paciente tiende, de forma espontánea, a mirar sin cesar hacia la derecha, actitud que no manifiesta si se trata de su izquierda; ni cuando se le acerca una persona desde dicho lado. Al seguir con la vista el movimiento de un objeto que se desplaza de derecha a izquierda, la paciente lo «pierde» a medio camino del recorrido; deja de seguirlo con la mirada tan pronto como en su desplazamiento hacia la izquierda alcanza más allá de la nariz. Asimismo, al maquillarse, solo se acicalará la mitad derecha del rostro; si fuera varón, se afeitaría la mejilla diestra únicamente. O al cepillarse los dientes, se centrará en frotar la parte derecha de la dentadura.

La omisión se diagnostica, asimismo, mediante pruebas sencillas. Si se le pide al sujeto afectado que copie o dibuje de memoria una flor u otra cosa, trazará una mitad (*véase figura 2*). Y, cosa extraña: este efecto de semidibujo continúa manifestándose incluso al bosquejar el objeto con los ojos cerrados, lo cual significa que el paciente, en este caso Sally, elimina también la mitad de la imagen que crea en su mente. (Nuestro colega Stuart Anstis nos ha encargado que, si algún día llegase a desarrollar el efecto de omisión a causa de un ictus, ¡nos cercioremos de que sigue aplicándose bótox en ambos lados del rostro!)

Al pedir a la paciente que dibuje un reloj, esboza solo la mitad de la esfera. Es cierto que dibuja un círculo completo, en parte, debido a que se trata de una respuesta «balística», aprendida por repetición y que no requiere atención concentrada. No obstante, amontona los números del 1 al 12 en la mitad derecha del reloj (*véase figura 3*) o inserta solamente los números del 1 al 6.

Pídasele que biseque una línea horizontal: su mediatriz se hallará muy a la derecha, porque se centrará en partir la mitad derecha de la recta. Cabría pensar ahora que, en el supuesto de que la línea horizontal fuese desplazada hacia su derecha (su lado de no-omisión), la paciente efectuará la bisección con exactitud. Pero no es así. Aun cuando la bandeja de su comida es desplazada por completo hacia su campo visual sin omisión, seguirá tomando solo los alimentos situados en la porción derecha de la bandeja. Además de omitir la porción izquierda de su mundo visual, Sally suprime también el lado izquierdo de los objetos, a pesar de que estos puedan hallarse totalmente a su derecha.

No existe una línea nítida que discurra por el centro del campo visual y que divida la parte izquierda omitida de la derecha no omitida. Debemos pensar, en cambio, en un gradiente de omisión. Este efecto se diferencia del observado en Sally, cuando, en lugar del lóbulo parietal derecho, se lesiona la corteza visual derecha. En tal caso, se crea una división tajante entre la región ciega (izquierda) y la región intacta (derecha) del campo visual. Desde luego, el sujeto no puede ver objetos situados a su izquierda, aunque se le obligue a «prestar atención» a tal región ciega; es tan incapaz de observar los elementos a su siniestra como de percibir lo que tiene detrás de la nuca.

Aniquilación de la izquierda

Propio de la omisión es que el paciente apenas tome consciencia de ella. Omite lo que omite. A determinado nivel, manifestará quizás una tenue impresión de que algo no funciona; sentirá que «necesita gafas».

La falta de consciencia de Sally respecto a su omisión nos lleva a conjeturar, de nuevo, que no padece meramente un déficit sensorial o una ceguera a las señales visuales procedentes de su siniestra, ni siquiera una incapacidad de prestar atención al contenido de su izquierda. Deberíamos concebirlo como una aniquilación existencial del lado izquierdo del universo. Para ella, el concepto de «izquierda» ha dejado de existir. Es posible, incluso, que manifieste dificultades con palabras o ideas abstractas que exijan el uso del término «izquierda», síntoma que no hemos comprobado.

Asimismo, resulta extraordinario que las personas que sufren de omisión pueden no percatarse de la parálisis de su brazo izquierdo, fenómeno denominado anosognosia. Cuando le pedimos a Sally que se tocase la nariz con su mano derecha (no paralizada), realizó el movimiento. Cuando le preguntamos si podía mover su mano izquierda, respondió: «Sí, la puedo mover perfectamen-

2. Pruebas sencillas contribuyen al diagnóstico de la hemiomisión. Se pide al paciente que dibuje una flor o una casa. Si sufre un síndrome neurológico de desatención, tan solo trazará la mitad derecha del dibujo.

te». Pero cuando le pedimos que se tocase la nariz con la mano izquierda, asió con la derecha su mano izquierda (inerte) y la levantó hasta su rostro, usándola como si fuera un «accesorio» para tocarse la nariz. Aunque «ella» (la persona consciente) no era consciente de la parálisis, alguna parte de su cerebro «sabía» que el brazo izquierdo estaba paralizado. ¿Por qué, si no, habría de asirlo sin dudarlo un instante y alzarlo hasta su nariz?

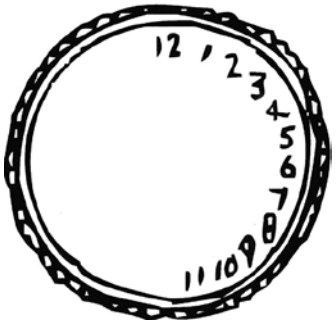
El sentido humorístico de su respuesta le pasó inadvertido. No se debe olvidar que en todos los demás aspectos, Sally resultaba lúcida, inteligente, capaz de expresarse con fluidez y precisión. Cuando volvía la cabeza hacia la derecha para mirar en el espejo que habíamos colocado, podía ver su rostro y, por supuesto, el reflejo de los objetos situados a su izquierda y que había estado omitiendo. Sally «sabía» que la cara que veía reflejada era la suya. Nos preguntábamos, sin embargo, ¿podría el espejo «enmendar» su omisión y hacerle ver de forma clara que existía todo un mundo situado a su izquierda y del cual había estado prescindiendo?

Le pedimos a un estudiante que se situara a la izquierda de Sally y sostuviera un bolígrafo, de modo que ella pudiera verlo reflejado a la derecha en el espejo (lo que ella confirmó). Le indicamos entonces que tomase el bolígrafo con su mano derecha (no paralizada) y que escribiera su nombre en un cuaderno situado sobre su regazo. ¡Imagine nuestro asombro cuando Sally extendió la mano hacia el espejo y trató de asir el reflejo del bolígrafo! Cuando le preguntamos dónde se encontraba el objeto, replicó airada: «Doctor, el bolígrafo tiene que estar dentro del condenado espejo!». En otras ocasiones, extendió la mano por detrás del espejo, palpando en busca del bolígrafo que, insistía: «Tiene que estar detrás del espejo». Parecía como si su cerebro le estuviera diciendo: «Se trata de un reflejo, por lo que el bolígrafo tiene que estar a mi izquierda. Pero, en mi universo, la izquierda no existe, así que el bolígrafo tiene que estar *dentro* del espejo. Es la única "solución" al problema».

Resulta sorprendente la resistencia de la ilusión a dejarse enmendar por razonamientos intelectuales. Su conocimiento «de alto nivel» sobre los espejos y cómo funcionan no bastaba para corregir su conducta, a pesar de las repetidas tentativas fallidas de prender el bolígrafo. De hecho, el fenómeno sucede a la inversa: su conocimiento en relación a la óptica de la reflexión ha sido distorsionado para dar acomodo al extraño mundo sensorial en el que ahora se encuentra atrapada (hasta el extremo de racionalizar su acción afirmando: «Doctor, el bolígrafo está dentro del condenado espejo»). Hemos denominado agnosia especular a este nuevo trastorno neurológico (o «síntoma»).

¿Hay esperanza de recuperación?

Es improbable que la agnosia especular constituya una deficiencia restringida a los espejos. De hecho, hemos observado sujetos que se recuperan de la omisión durante un breve tiempo (irrigándoles el oído con agua fría); aun así, continúan buscando el bolígrafo en el espejo. Deberíamos considerarlo una manifestación específica, aunque terrible, de una dolencia mucho más general: una incapacidad para afrontar relaciones espaciales complejas provocadas por la lesión parietal derecha.



3. En el caso de un reloj, el afectado amontona los números en la parte derecha de la esfera.

El reconocimiento de que una imagen reflejada es la plasmación de un objeto o persona exige al cerebro ejecutar una peculiar representación doble: un espejismo superpuesto a la realidad. Al tener lesionado el lóbulo parietal derecho, el cerebro de Sally es incapaz de habérselas con tal peculiar yuxtaposición. En excepcionales ocasiones, un niño de cuatro años o un orangután confunden la imagen de un plátano reflejada en el espejo con el objeto real; pero Sally, a pesar de tener más edad y sabiduría y una más larga experiencia vital con los espejos, sí podía cometer tal error.

La omisión constituye un problema clínico frecuente. Incluso para los terapeutas de pacientes que han sufrido un ictus, resulta desesperante reeducar el uso del brazo izquierdo durante las dos o tres primeras semanas siguientes al percance: la indiferencia que mantiene el afectado respecto a su mitad izquierda constituye un impedimento para la terapia.

Hemos observado que, tras insistir de forma reiterada, Sally empezaba a buscar el bolígrafo en su lado izquierdo; pero cuando, transcurridas unas horas, repetíamos el experimento, la agnosia especular retornaba. ¿Se logrará corregir definitivamente la agnosia especular a través de reiteradas sesiones de instrucción que se prolonguen durante varios días? ¿Se conseguirá solucionar la omisión? Tales resultados todavía están por ver.

No obstante, resulta evidente que el estudio de personas con discapacidades como las de Sally puede proporcionarnos valiosos indicios sobre el modo en que el cerebro construye la realidad. ★

Artículo publicado en *Mente y Cerebro* n.º 43

© *Scientific American Mind*

PARA SABER MÁS

Can mirrors alleviate visual hemineglect? Vilayanur S. Ramachandran et al. en *Medical Hypotheses*, vol. 52, n.º 4, págs. 303-305, abril de 1999.

VISIÓN CIEGA En la invidencia por lesión cerebral, algunos pacientes son capaces de orientarse a ciegas, reaccionar ante expresiones faciales e incluso esquivar obstáculos

Ciegos con visión

BEATRICE DE GELDER

El vídeo rodado por mi grupo es asombroso: un invidente recorre un largo pasillo sembrado de cajas, sillas y demás parafernalia de oficina. El sujeto, conocido en el mundo médico como «TN», ignora dónde se hallan los obstáculos. Sin embargo, logra esquivarlos limpiamente, deslizándose aquí con cuidado entre una papelera y la pared, rodeando más allá el trípode de una cámara; todo ello sin ser consciente de sus maniobras. TN es invidente, pero está dotado de «visión ciega», una notable capacidad para responder a los estímulos visuales sin ser consciente de ellos.

La ceguera de TN, provocada por dos accidentes cerebrovasculares sufridos en 2003, es de una rareza extrema. Los ictus lesionaron la corteza visual primaria (área alojada en el occipucio), primero en el hemisferio izquierdo, y cinco semanas después, en el derecho. Sus ojos continuaban sanos pero, como su corteza visual ya no recibía las señales que aquellos le enviaban. Quedó completamente ciego.

El experimento en el que TN recorre el pasillo sin tropezar constituye probablemente la demostración más impresionante de visión ciega descrita hasta la fecha. Otros pacientes que han perdido la visión por lesiones en la corteza visual primaria han protagonizado ejemplos menos espectaculares, aunque también inexplicables: respondían a estímulos que no podían ver conscientemente, desde figuras geométricas sencillas hasta la compleja imagen de un rostro que expresaba una fuerte emoción. Se ha logrado inducir un efecto similar en sujetos sanos, mediante la «desconexión» temporal de su corteza visual u otras formas de desorientarla.

En nuestros días, los expertos intentan comprender las diversas facultades perceptivas conservadas por los invidentes con lesión cortical, así como determinar las regiones cerebrales y las vías neurales responsables de la visión

En síntesis: Ver sin ser consciente

1 Algunas personas invidentes afectadas por una lesión cerebral presentan visión ciega: reaccionan ante objetos e imágenes que no ven de forma consciente.

2 La visión ciega permite reconocer bastantes manifestaciones visuales, entre ellas, colores, movimiento, formas sencillas y la emoción expresada por el rostro o el gesto de otro individuo.

3 Se están cartografiando regiones cerebrales de origen remoto, consideradas responsables de la visión ciega; también se exploran los límites de esa notable facultad.

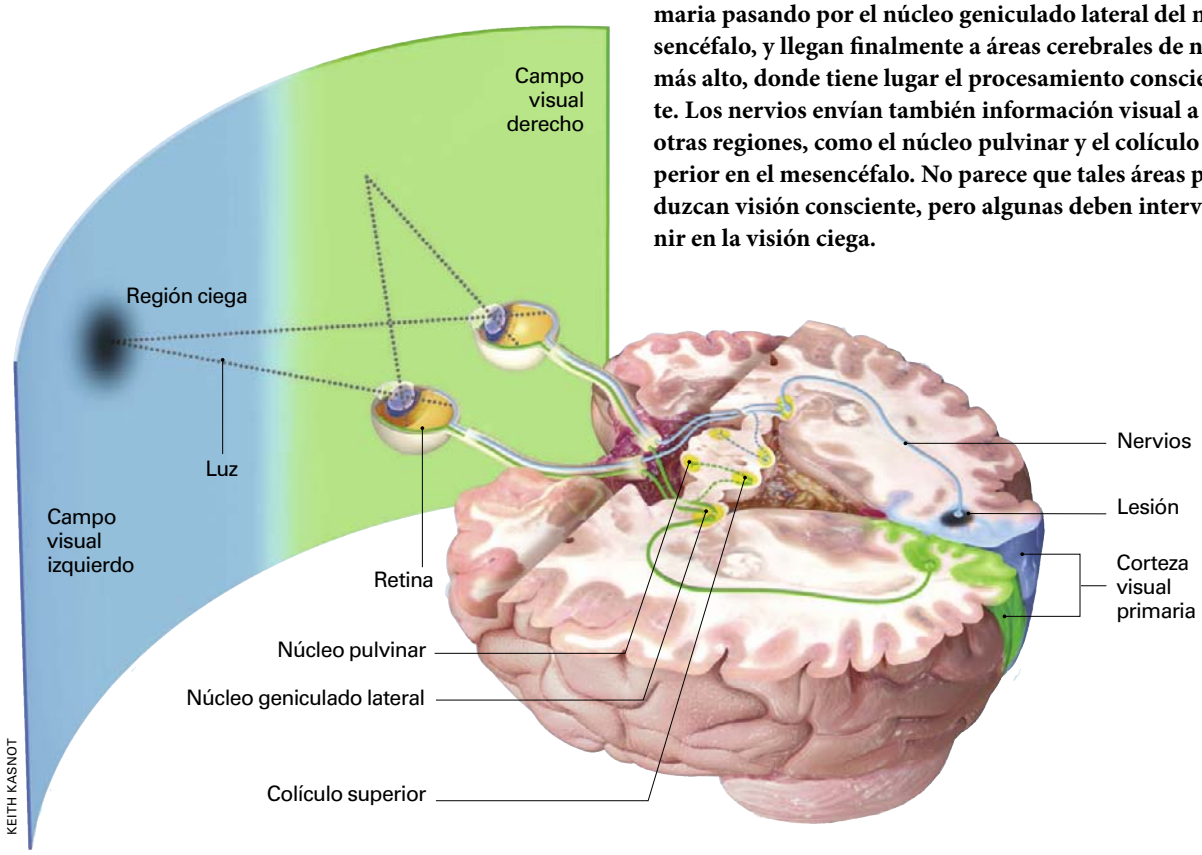
DARREN BRAUN

¿En qué consiste la visión ciega?

En el ser humano, la visión consciente depende de una región cerebral, la corteza visual primaria. Las lesiones en esa región provocan ceguera en las correspondientes áreas del campo visual. La visión ciega se da cuando los pacientes reaccionan ante un objeto que se le presenta en su área ciega, inhabilitada para la visión consciente.

Las vías visuales

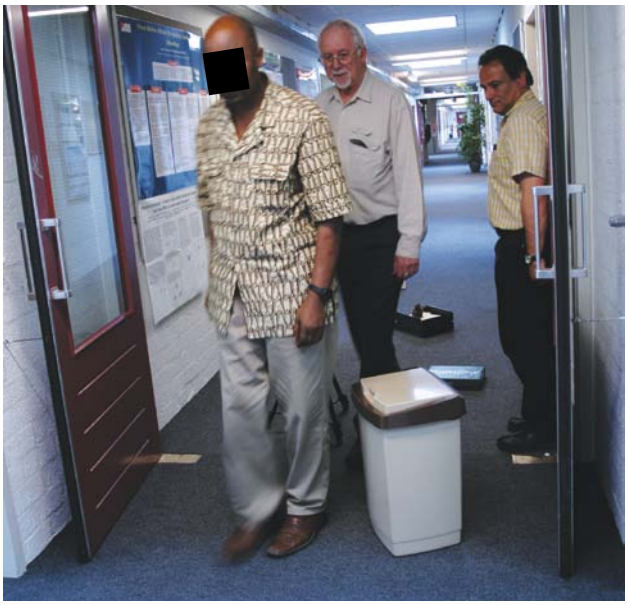
Las señales de la retina se dirigen a la corteza visual primaria pasando por el núcleo geniculado lateral del mesencéfalo, y llegan finalmente a áreas cerebrales de nivel más alto, donde tiene lugar el procesamiento consciente. Los nervios envían también información visual a otras regiones, como el núcleo pulvinar y el colículo superior en el mesencéfalo. No parece que tales áreas produzcan visión consciente, pero algunas deben intervenir en la visión ciega.



KEITH KASNOT

Orientarse a ciegas

Al suponer que el paciente TN exhibiría visión ciega, los investigadores (entre ellos, Laurence Weiskrantz, a quien vemos detrás de TN) le pidieron que recorriera un pasillo. Le habían comentado que el camino se hallaba despejado, aunque en realidad debía sortear bastantes obstáculos. TN logró esquivarlos todos, pero no se dio cuenta ni de su presencia ni del serpenteante recorrido que realizó.



BEATRICE DE GELDER

ciega. Los conocimientos que se están adquiriendo nos conciernen a todos, pues incluso aunque nunca lleguemos a sufrir una lesión similar a la de TN, las funciones inconscientes manifiestas en él —la pasmosa capacidad de ver sin saberlo— constituyen sin duda una parte constante e invisible de nuestra existencia cotidiana.

Una historia controvertida

En 1917 se comunicaron casos semejantes de visión ciega (denominada entonces visión residual) en soldados heridos en la Primera Guerra Mundial. Pero habría de transcurrir medio siglo antes de que se acometiera una investigación más organizada y objetiva. En 1967, Lawrence Weiskrantz y su discípulo Nicholas K. Humphrey, de la Universidad de Cambridge, estudiaron simios modificados mediante cirugía. Más tarde, en 1973, Ernst Pöppel, Richard Held y Douglas Frost, del Instituto de Tecnología de Massachusetts, midieron los movimientos oculares de un paciente y observaron que tendía a dirigir la mirada hacia estímulos que no veía de forma consciente.

Esos descubrimientos dieron pie a experimentos sistemáticos en animales desprovistos de la corteza visual primaria (V1). Fueron llevados a cabo, en su mayor parte, por el grupo de Weiskrantz. Se comprobó que, tras la resección de su corteza visual, los animales retenían facultades visuales importantes, como la detección de movimientos o la discriminación de formas.

En 1973, el grupo de Weiskrantz emprendió también estudios en una persona nombrada DB, a quien se había extirpado un tumor cerebral y carecía, por tanto, de una parte de la corteza visual. No obstante, la comunidad científica recibió con gran escepticismo las descripciones sobre la visión ciega en humanos.

Tal incredulidad mal puede sorprender, puesto que el fenómeno contradice la intuición. Después de todo, ¿cómo podría nadie ver sin saber que está viendo? Lo mismo que es absurdo decir que uno no sabe si siente un dolor, tampoco parece tener sentido pensar que una persona ve cuando insiste en que es ciega.

Sin embargo, no siempre nos damos cuenta de que vemos. Ni tampoco somos siempre conscientes de que no vemos. La relación entre visión y conocimiento es más compleja de lo que a menudo se supone. Por ejemplo, los individuos con visión normal poseen un punto ciego, aunque, por lo general, no tienen constancia de esa deficiencia visual ni sufren minusvalías por ello.

Otro de los factores que ha despertado incredulidad ha sido la escasez de datos en humanos: los casos de ceguera cortical que pueden estudiarse son infrecuentes. La corteza visual primaria se extiende solo unos centímetros en el humano adulto, y las lesiones cerebrales muy pocas veces están restringidas a esa zona. Aunque el daño cause ceguera, el paciente debe conservar en grado suficiente las restantes facultades cerebrales para poder investigar la percepción residual del cerebro. A pesar de todo, se ha verificado que los pacientes con lesiones en la corteza visual y cierto grado de visión ciega son más numerosos de lo que se pensaba. El escepticismo ha ido remitiendo.

La mayoría de los pacientes conservan cierta funcionalidad en el área visual primaria. En muchos casos se ha dañado solo una pequeña parte de V1, lo que determina un pequeño islote ciego en su campo visual; otros pierden por completo la mitad derecha o la izquierda de V1, y sufren ceguera en la mitad correspondiente (en el lado opuesto) del campo visual. Esos individuos reconocen objetos o imágenes que se les presenta ante el área ciega, donde no pueden verlos conscientemente.

La metodología tradicional de estudio de la visión en los humanos se fundaba en el relato verbal de su percepción. Examinados así, los pacientes declaran no ver cosa alguna en la región ciega de su campo visual. Sin embargo, métodos menos directos permiten apreciar la influencia real de los estímulos visuales no percibidos de forma consciente.

En algunos experimentos, los pacientes exhiben alteraciones fisiológicas claras, entre ellas, la constricción de la pupila, signo revelador de visión inconsciente. Los sujetos pueden reaccionar de distinta manera ante determinados elementos situados en el campo visual sano, según el objeto exhibido al mismo tiempo en el campo ciego. Y cuando se les pide que adivinen ese objeto, que deben elegir entre varios, casi siempre responden acertadamente.

Otro recurso experimental importante son los estudios de neuroimagen, que aportan pruebas directas sobre las regiones cerebrales implicadas en la visión ciega y las vías que sigue la información visual. Esa técnica ha permitido disipar la suposición latente de que la visión residual se debería a la existencia de partes no lesionadas en la corteza cerebral.

Los distintos tipos de ensayos han revelado nuestra capacidad de reconocer de manera inconsciente una amplia variedad de atributos visuales, entre ellos, el color, formas sencillas (como la X o la O), movimientos simples y la orientación de líneas o enrejados. Las formas de gran

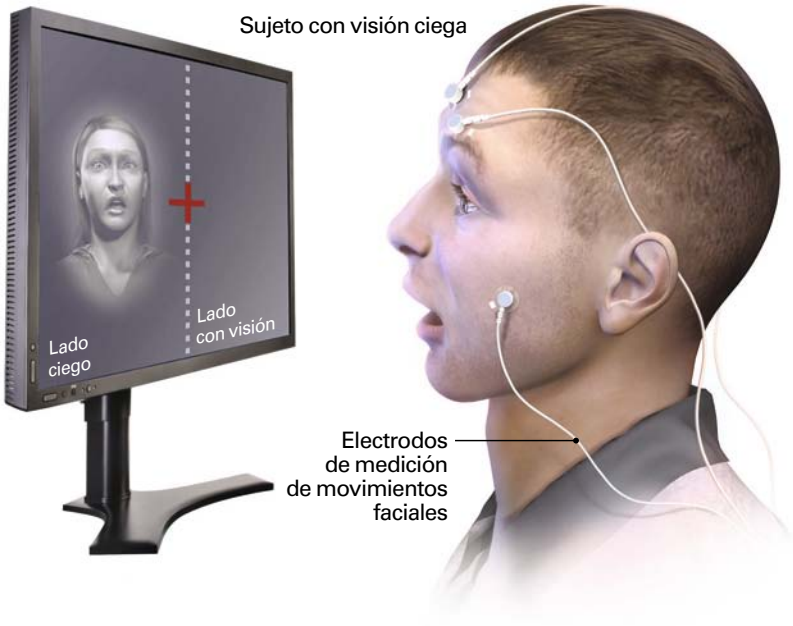
EN BREVE:
¿QUÉ SE VE EN LA VISIÓN CIEGA?

La visión ciega es máxima cuando los detalles visuales son del tamaño de un euro observado a una distancia desde uno y medio hasta cuatro metros. Se puede identificar un repertorio de rasgos visuales básicos: **formas simples, enrejados lineales, aparición o desaparición de objetos, movimiento, color, orientación de líneas.**

Asimismo, la visión ciega permite **reconocer las emociones** que expresa una persona sin por ello identificarla o determinar su sexo.

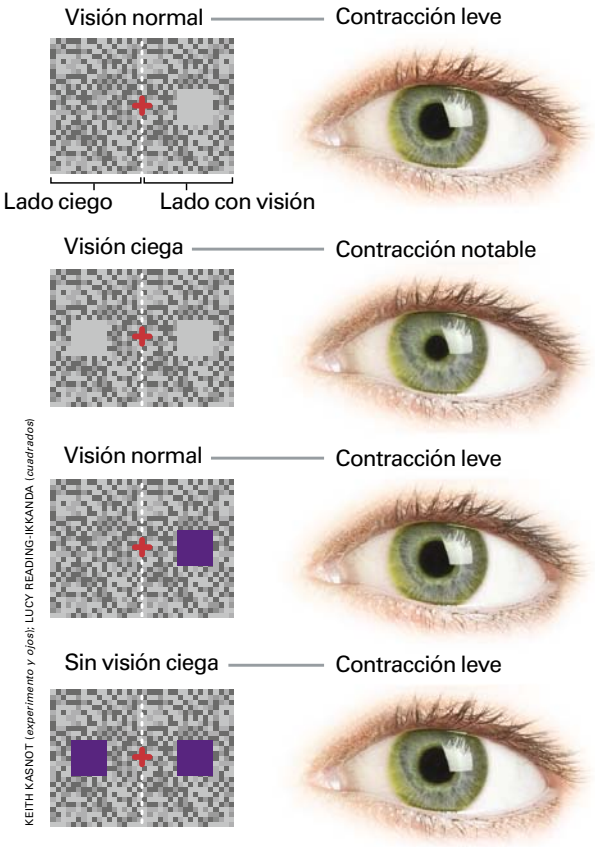
En el laboratorio

Debido a que la ceguera cortical total, como la del paciente TN, es muy infrecuente, los estudios sobre visión ciega se efectúan a menudo con individuos incapacitados respecto a uno de los dos lados del campo visual. El sujeto mantiene la mirada sobre un punto fijo mientras se le muestran imágenes a ambos lados. Se le pide que «adivine» el objeto presentado ante su lado ciego o que pulse un botón cuando vea ciertas imágenes en el lado con visión. Con medios adecuados, se supervisa la actividad cerebral y se miden las respuestas involuntarias, como las contracciones faciales leves o la dilatación de las pupilas.



Percepción de emociones

Cuando se colocaron ante la zona ciega imágenes expresivas de otras personas, los pacientes casi siempre «adivinaron» la emoción. Los músculos faciales implicados en la sonrisa o en la ira reaccionaron de acuerdo con el tipo de emoción representada en la imagen que no podían ver. Así pues, reconocían emociones sin la intervención de la visión consciente. Cuando se les mostraba expresiones de cuerpos sin rostro, se producía el mismo efecto. Ello indicaba que el sujeto identificaba emociones y no remedaba de forma inconsciente las expresiones faciales.



Áreas cerebrales implicadas

Se enseñó a los pacientes cuadrados de color gris y de color violeta, pues se sabe que el colículo superior, una región del mesencéfalo, no recibe las señales de la retina correspondientes al color violeta. Los pacientes demostraron signos de visión ciega (mayor contracción de las pupilas) ante los cuadrados grises, pero no ante los violetas. Ese hallazgo, junto con las neuroimágenes de los pacientes durante el experimento, hacen pensar que el colículo superior desempeña una función crucial en la visión ciega.

tamaño, lo mismo que los detalles finos, parecen difíciles de percibir. Así, los pacientes identifican más fácilmente un enrejado si sus líneas son equiparables a las láminas de una persiana veneciana situada a una distancia de dos a cuatro metros.

La idea de nuestro experimento con TN se inspiró en las investigaciones realizadas por Weiskrantz y Humphrey en los años setenta: un simio, desprovisto de corteza visual primaria, podía desplazarse a su albedrío por un cuarto lleno de objetos sin chocar con ninguno. Aun así, quedamos asombrados cuando TN logró caminar desde un extremo a otro del corredor sin ningún tropiezo. En las pruebas psicofísicas, concebidas para él con el fin de evaluar la posible visión consciente, no se apreció ningún funcionamiento visual, ni siquiera en la detección de objetos grandes.

La habilidad de TN para recorrer el pasillo hacía pensar en el sonambulismo, otro fenómeno en el que los individuos demuestran capacidad para realizar ciertas acciones sin tener consciencia de ellas. De hecho, al interrogar a TN sobre su hazaña, insistió en que se había limitado a recorrer el pasillo. No tenía consciencia de haber visto nada, ni tampoco recordaba cómo había evitado los obstáculos. Le era imposible razonar o incluso describir sus actos.

Visón ciega de las emociones

Una de las tareas básicas que deben resolver los animales es la de desplazarse a un lugar determinado. Tal vez por ello, no debería sorprender que el cerebro dispusiera de otras formas de orientación, sobre todo, cuando la corteza visual primaria y la visión consciente no funcionan. La supervivencia del ser humano, en cuanto especie social, depende de la comunicación eficaz con los demás. Debe reconocer a otras personas, así como los gestos y señales de sus pensamientos. Partiendo de esa idea, mi grupo se planteó, a finales de los noventa, si las personas con lesiones corticales podrían detectar en las regiones normalmente inaccesibles de su campo visual ciertas señales, como las emociones plasmadas en un rostro o el significado de una postura corporal.

En 1999, iniciamos ensayos utilizando filmaciones de rostros. Los expertos en visión suelen admitir la complejidad visual de un rostro, mucho más difícil de procesar que los enrejados u otras figuras elementales. A pesar de ello, el cerebro humano percibe los rostros con naturalidad. Nuestro paciente GY había perdido en su infancia la corteza visual primaria del hemisferio cerebral izquierdo, y, por tanto, la mitad derecha de su campo visual estaba incapacitada. Hallamos que podía adivinar con bastante precisión la expresión de rostros que no percibía de forma consciente, si bien demostraba ceguera ante una variedad de atributos faciales sin contenido emotivo, como el sexo o la identidad.

En 2009, al objeto de estudiar mejor la visión ciega de las emociones, nos valimos del llamado contagio emotivo, la tendencia a ajustar en el propio rostro las expresiones faciales que estamos viendo en otras personas. El contagio emotivo se mide con la técnica de la electromiografía facial: mediante electrodos, se registran las señales aferentes a los músculos que se producen al sonreír o enfadarse. Utilizamos la técnica en los pacientes GY y DB, al tiempo que les mostrábamos fotografías de rostros y cuerpos que expresaban felicidad o miedo.

Todos los estímulos suscitaron reacciones emotivas que se reflejaron en las mediciones electromiográficas, con independencia de si se situaban en el lado con visión o en el lado ciego. De hecho, de modo sorprendente, las imágenes invisibles provocaron una respuesta más rápida que las que se veían conscientemente. Examinamos también las dilataciones pupilares, una medida de la activación fisiológica. Las imágenes de carácter aterrador presentadas ante la zona sin visión provocaron la máxima estimulación: al parecer, cuanto más consciente es la percepción de una señal emotiva, tanto más lenta y débil es nuestra reacción.

Cierta corriente de pensamiento sostiene que el contagio emotivo se debe a que las personas tienden a mimetizar de modo inconsciente las expresiones de otros, sin necesidad de reconocer la emoción concreta. Pero como nuestros pacientes reaccionaban no solo ante los rostros, sino también ante las expresiones corporales (que tenían rostros borrosos), concluimos que podían percibir la emoción y responder a ella.

Enmascaramiento visual

Dado el escaso número de pacientes idóneos para el estudio de la visión ciega, un medio valioso para llevar a cabo experimentos controlados consiste en la inducción temporal del fenómeno en personas sanas. Una de las técnicas es el «enmascaramiento» visual mediante el empleo de imágenes subliminales. Se ofrece muy brevemente al sujeto un estímulo visual y, acto seguido, se enseña en la misma ubicación una figura o escena completamente distinta a la anterior. La segunda figura interfiere en el procesamiento de la fugaz imagen subliminal; aunque el sujeto no tiene consciencia de haberla visto, los experimentos demuestran su visión objetiva de la misma. Otras pruebas se basan en la técnica de la estimulación magnética transcraneal (EMT), en la que se inutiliza temporalmente la corteza visual mediante la aplicación de campos magnéticos en el occipucio.

LA AUTORA

Beatrice de Gelder es profesora en la facultad de neurociencia y psicología de la Universidad de Maastricht.

Los pacientes con lesiones en la corteza cerebral que poseen cierto grado de visión ciega son más numerosos de lo que se pensaba

Numerosos estudios han revelado que los individuos sanos pueden adivinar con bastante precisión la naturaleza de un estímulo, aunque su tiempo de exhibición sea insuficiente para percibirlo o a pesar de la desactivación de la corteza visual mediante EMT. Se ha investigado en profundidad la reacción de personas sanas ante estímulos visuales emocionales que no pueden ver de modo consciente. Con anterioridad a esos experimentos de visión ciega, algunos estudios realizados en animales y en humanos ya habían indicado que las estructuras subcorticales (regiones del cerebro más profundas y evolutivamente más antiguas que la corteza) pueden iniciar respuestas adecuadas al estímulo antes de ser analizado en detalle por otras zonas como la corteza visual. Ese sistema inconsciente parece operar en paralelo con las vías normales de procesamiento, en su mayoría corticales. Se piensa que, en los sujetos con ceguera permanente, las áreas subcorticales activadas por estímulos emocionales subliminales son las principales responsables de la elaboración de las emociones en la visión ciega.

Se sigue debatiendo, no obstante, si las formas efímeras de visión ciega inducidas en individuos sanos equivalen funcionalmente a la visión ciega de los pacientes con lesiones corticales permanentes. En concreto, las técnicas de enmascaramiento visual permiten que la corteza visual procese la información del modo habitual, pero impiden su elaboración posterior consciente. Así pues, la visión ciega de imágenes subliminales constituiría un fenómeno distinto al de la visión ciega de los sujetos lesionados e involucraría a un conjunto concreto de regiones cerebrales. Seguramente la estimulación magnética transcraneal remeda con mayor exactitud las lesiones corticales; pero para averiguar si en la visión ciega así provocada intervienen las mismas vías neuronales deben llevarse a cabo experimentos que combinen esa técnica con los estudios de neuroimagen.

A la inversa, pudiera suceder que, tras una lesión, el cerebro del paciente (en edad adulta, incluso) estableciera nuevas conexiones para compensar la pérdida. Esa plasticidad neuronal permitiría crear vías para la visión ciega en las personas con visión normal sometidas a ensayos de EMT o enmascaramiento visual. Mientras no se comprendan mejor esas cuestiones, los estudios de pacientes seguirán siendo cruciales para dilucidar la función de las regiones subcorticales en la visión ciega.

Vías neuronales

Todavía no se han determinado por completo las estructuras nerviosas responsables de la visión ciega en los afectados por una lesión cortical. Pero entre las más probables se incluye el colículo superior (CS), una región cerebral que se aloja en una parte de la subcorteza, el mesencéfalo. En los animales no mamíferos, como las aves y los peces, el CS constituye la principal estructura receptora de las señales procedentes de los ojos. En los mamíferos está eclipsado por la corteza visual, aunque sigue participando en el control de los movimientos oculares, entre otras funciones visuales. La visión ciega podría aprovechar informaciones que viajan desde la retina hasta el CS sin pasar antes por la corteza visual primaria.

El año pasado, mi grupo demostró que esa región mesencefálica resulta esencial para traducir en acción los estímulos visuales imposibles de percibir de forma consciente. En concreto, indicamos a un paciente que pulsara un botón cada vez que se le mostraba un cuadrado en el lado con visión. En ocasiones le presentábamos al mismo tiempo un cuadrado en su lado ciego. Los cuadrados eran a veces de color gris, y otras, de color violeta. Elegimos un tono violeta que solo era detectado por un tipo específico de cono en la retina. Sabíamos que el CS no recibía señales de ese tipo. Era ciego respecto a ese color.

Un cuadrado gris expuesto en el lado ciego de nuestro paciente aceleraba su respuesta y provocaba una mayor contracción de sus pupilas (signo de procesamiento

CARTOGRAFÍA DE LAS VÍAS NEURONALES

Se utilizan técnicas punteras de neuroimagen para averiguar las vías neuronales recorridas por la información visual en el cerebro durante la visión ciega.

Las imágenes con tensor de difusión constituyen un método de resonancia magnética. Se basa en la difusión del agua, más rápida al contornear las neuronas que al atravesarlas.

Esta técnica ha permitido identificar haces de neuronas que pudieran ser responsables de la visión ciega de las emociones. Esa vía nerviosa conecta el núcleo pulvinar y el colículo superior con la amígdala, que desempeña una función clave en el procesamiento emocional.

del estímulo), mientras que un cuadrado morado no ejercía ni uno ni otro efecto. Dicho de otro modo: exhibía visión ciega ante los estímulos grises, pero no ante los violáceos. En las imágenes cerebrales se apreciaba la activación máxima del CS solo cuando el estímulo gris se situaba en el lado ciego. Se ha supuesto la participación de otras regiones del mesencéfalo en la visión ciega, en lugar del CS, pero en nuestro experimento la actividad de estas no parecía guardar relación con la visión ciega.

Los hallazgos dan a entender que el CS actúa en el cerebro humano a modo de interfaz entre la elaboración sensorial (la vista) y el procesamiento motor (que suscita una acción en el paciente). Contribuye así a una conducta visual basada en una vía independiente de la corteza, y es totalmente ajena a la experiencia visual consciente. En la visión ciega de las emociones expresadas por otra persona interviene también el CS, así como ciertas regiones del mesencéfalo, como la sustancia gris periacueductal.

La visión ciega ha despertado especial interés en los filósofos, intrigados por la paradójica idea de que se pueda ver sin ser consciente de ello. Pero el concepto tan solo resulta paradójico si se considera que la «visión» equivale siempre a una «visión consciente». Este prejuicio ha obstaculizado la aceptación por los científicos de la visión ciega y ha frenado el estudio de la función de la visión inconsciente en la cognición humana.

También constituye un escollo para quienes sufren ceguera por una lesión cortical, impidiéndoles aprovechar en su vida cotidiana las posibles facultades de visión residual. TN se considera invidente, y no prescindirá de su bastón blanco hasta que se le convenza de su capacidad de visión. Puede que el entrenamiento ayude a esas personas. Al cabo de tres meses de estimulación diaria, los pacientes con lesión cortical identificaron mejor los objetos situados en su campo ciego. La cuestión de si el entrenamiento en condiciones reales ayudaría a promover la capacidad de orientación, así como otros aspectos de la visión ciega, deberá esclarecerse en futuras investigaciones. ★

Artículo publicado en *Investigación y Ciencia* n.º 406

© *Scientific American*

PARA SABER MÁS

Affective blindsight. Beatrice de Gelder y Marco Tamietto en *Scholarpedia*, vol. 2, n.º 10, págs. 3555, 2007.

Unseen facial and bodily expressions trigger fast emotional reactions. Marco Tamietto et al. en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 106, n.º 42, págs. 17.661-17.666, 20 de octubre, 2009.

Collicular vision guides nonconscious behavior. Marco Tamietto et al. en *Journal of Cognitive Neuroscience*, vol. 22, n.º 5, págs. 888-902, mayo de 2010.

SÍNDROME DE BÁLINT El sistema visual trata por separado tres aspectos fundamentales de la escena: la naturaleza de los objetos, su localización y su utilidad. Un mismo trastorno afecta estas tres funciones

El síndrome de Bálint: la visión desorientada

SIMON CLAVAGNIER

Rudolph Bálint, neurólogo nacido en 1874 en Budapest, publicó en 1909 un artículo donde exponía el caso de un paciente atípico. Tras una serie de desvanecimientos, el sujeto sentía que su visión había cambiado, si bien se mostraba incapaz de describir cómo; ya no podía leer, ni escribir ni dibujar. Hospitalizado, se le tuvo en tratamiento durante cuatro años, sin que su estado mejorase. Ingresó después en la clínica de Bálint, donde fue atendido hasta que murió. En su artículo, el neurólogo informaba de la evolución del paciente en los tres años de hospitalización. La autopsia del cerebro evidenció ciertas lesiones cerebrales.

Bálint descubrió tres síndromes, vinculados a lesiones parietales. Ulteriormente, unas lesiones más delimitadas en otros sujetos posibilitaron la observación de los signos asociados a cada uno de los tres síndromes por separado.

El primero, la ataxia óptica, es una incapacidad de adaptar los movimientos de la mano a la visión de los objetos. Es el caso de quien, al encender un cigarrillo, no acierta con la punta y lo quema por la mitad. Todo ocurre como si el paciente estuviera dotado de una visión normal, pero fuese incapaz de ajustar sus gestos a su visión del entorno. Nuestro neurólogo lo consideraba un problema de coordinación de la mano derecha al curso de movimientos guiados por la vista.

El segundo, la parálisis psíquica de la mirada, se nota por la fijación de esta: Bálint observa que en los ojos de su paciente no hay movimientos espontáneos. Puesto ante un escritorio, personas o un escaparate, el sujeto permanece con la mirada fija sobre un elemento de la escena, sin poder apartarla del mismo.

El tercer síndrome es un trastorno general de la atención visual. Bálint advierte una falta de interés del paciente por todo lo que hay a su izquierda. Según sus propios términos: «La atención del paciente está permanentemente dirigida hacia la parte derecha del espacio». A este problema se le llama hoy síndrome neurológico de desatención o hemiomisión [*véase* «Un mundo a medias», por V. S. Ramachandran y D. Rogers-Ramachandran, *en este mismo número*]. Bálint observa también un estrechamiento de la amplitud de la atención visual del paciente. «Dentro del campo visual del paciente solo cabe un objeto a la vez.» A este trastorno se le llama simultanagnosia.

DOMINIO PÚBLICO

***Las bodas de Caná*, del Veronese, ofrece múltiples puntos de fijación para el ojo. Un espectador sano puede mirar un detalle sin dejar de percibir el resto del cuadro. Los pacientes con síndrome de Bálint son incapaces de hacerlo: solo ven el detalle en el que fijan la mirada.**

La ataxia óptica

La ataxia óptica fue definida por Bálint como un trastorno de la coordinación visomanual. Quienes padecen tal trastorno «no logran» alcanzar los objetos que se proponen asir. Una dama, viendo la taza de café puesta sobre la mesa, no puede llegar al asa del recipiente; ha de intentarlo repetidas veces. Mantiene, sin embargo, una coherente percepción visual de la escena; es capaz de describir con precisión lo que está viendo: «La taza se halla ante mí a unos cincuenta centímetros, con el asa orientada tres cuartos hacia la izquierda y hacia delante». Pero su mano no puede aprehenderla.

Manifiestamente, en esta persona la coherencia entre la visión y la motricidad manual es defectuosa. No se trata de una alteración meramente motora, pues si se le pide que toque una parte de su cuerpo (por ejemplo, un dedo de la mano opuesta) manteniendo cerrados los ojos, consigue hacerlo. El trastorno está vinculado únicamente a los movimientos dirigidos hacia un blanco visual.

Gracias a las técnicas de formación de imágenes, se han obtenido entre pacientes afectados bastantes clichés que muestran que las lesiones responsables de la ataxia óptica interesan la corteza parietal posterior, con mayor exactitud la vecindad del surco intraparietal.

Parálisis psíquica de la mirada

¿Qué función desempeña esa región del cerebro? Cuando la persona ve la taza puesta ante sí, las informaciones visuales son tratadas primero en las áreas visuales del lóbulo occipital. Las informaciones se transmiten luego a la corteza motora, en la parte anterior del lóbulo parietal, para que el sujeto ejecute el movimiento que le permitirá

asir la taza. La corteza parietal posterior aseguraría la transformación de los datos visuales en datos motores. Por eso, cuando se lesiona esa corteza, el paciente se torna incapaz de adaptar a su visión sus movimientos. Además, presenta dificultades de prensión. Normalmente, la abertura de la mano se adapta al tamaño del objeto que se ha de sostener, pero esta capacidad no la tienen los afectados de ataxia óptica. Algunos, viendo un objeto pequeño, del tamaño de una estilográfica, abren la mano como si quisieran agarrar un zapato o un balón.

Es este uno de los aspectos más desconcertantes del síndrome de Bálint. Imaginémonos en el Louvre, contemplando el famoso cuadro *Las bodas de Caná*, del Veronese. Nos conquista su majestuosa composición en un decorado de pórticos y columnatas que ofrecen amplias perspectivas. Inicialmente nuestra mirada se dirige hacia la figura central de Jesucristo, para ir luego reparando en las columnas de mármol que el pintor ha añadido tan magníficamente siguiendo la inspiración de su época, el Renacimiento. Después, en vez de mirar las columnas dirigimos la vista hacia una naranja que hay sobre la mesa. Intentamos levantar la mirada, pero no nos obedece: hemos de intentarlo cuatro o cinco veces antes de conseguirlo. Con asombro, advertimos que la mirada no se dirige hacia donde queremos dirigirla.

A este trastorno se le llama parálisis psíquica de la mirada. Para comprenderlo hay que imaginar que, cuando vemos una escena tal como *Las bodas de Caná*, se activa toda una red de neuronas y se dispone para hacer que nuestros ojos se muevan en una u otra dirección dentro de la escena. En nuestra previa representación mental, algunos elementos son más importantes que otros: por ejemplo, la figura central de Cristo y las de los apóstoles son consideradas por el cerebro elementos principales. Si nos gustan las perspectivas, entonces las columnatas constituirán también elementos de interés. Cabrá así imaginar que lo atractivo de los elementos visuales esté representado bajo la forma de eficacia sináptica o de umbrales de intercambio de ciertas neuronas en el interior de un «mapa neuronal» del cuadro.

En las personas afectadas de parálisis psíquica de la mirada, el mapa se halla, hemos de presumir, revuelto y embrollado. Lo mismo que una mano borra unos trazos sobre la arena, el síndrome de parálisis psíquica de la mirada, por culpa de una lesión cerebral, hace que las neuronas pierdan la noción de los elementos resaltantes. Aun cuando decidamos que son las columnas del templo lo que nos interesa, tal intención no se convierte en mapa motor: nuestro cerebro motor no considera importante lo que selecciona nuestro cerebro «consciente». Entonces, los movimientos de los ojos se efectúan según un mapa de resaltos que no corresponde a nuestra voluntad.

Por último, sin salirnos del síndrome de Bálint, algunos pacientes sufren simultanagnosia, o incapacidad para ver más de un objeto a la vez; desde que su mirada se fija sobre un objeto, todo el resto se extingue. No tienen consciencia de lo que ocurre alrededor, ni pueden desviar su mirada hacia otros elementos de una escena.

Este trastorno se manifiesta tras una lesión bilateral de extensas zonas de la corteza parietal. Según parece, la atención no puede desviarse del punto de fijación. En condiciones normales, todos podemos fijar la vista en un punto (por ejemplo, en el rostro de un interlocutor), sin dejar de seguir dándonos cuenta de lo que ocurre a nuestro alrededor (otra persona entra en la habitación). Esto, en cambio, les es imposible a los sujetos afectados de simultanagnosia.

La simultanagnosia

Pero ¿se debe ello a que la atención esté fija o a que el cerebro no pueda hacerse una representación coherente del espacio circundante? Según la teoría premotora, la desviación de la atención no es más que un estirón sin movimiento de los ojos. Cuando estamos hablando con un amigo y entra en nuestro campo visual una chica guapa (o un guapo chico), aunque permanecemos con la mirada puesta en nuestro interlocutor, en visión periférica prestamos atención a esa persona que ha entrado. En el cerebro se activa la corteza oculomotora. Se excita como si volviésemos la mirada hacia el recién llegado. La corteza frontal inhibe las vías motoras que conducen desde la corteza oculomotora hacia los músculos oculomotores. De esta manera, la atención se desvía sin movimiento de la mirada.

En síntesis:
Carencia de organización espacial

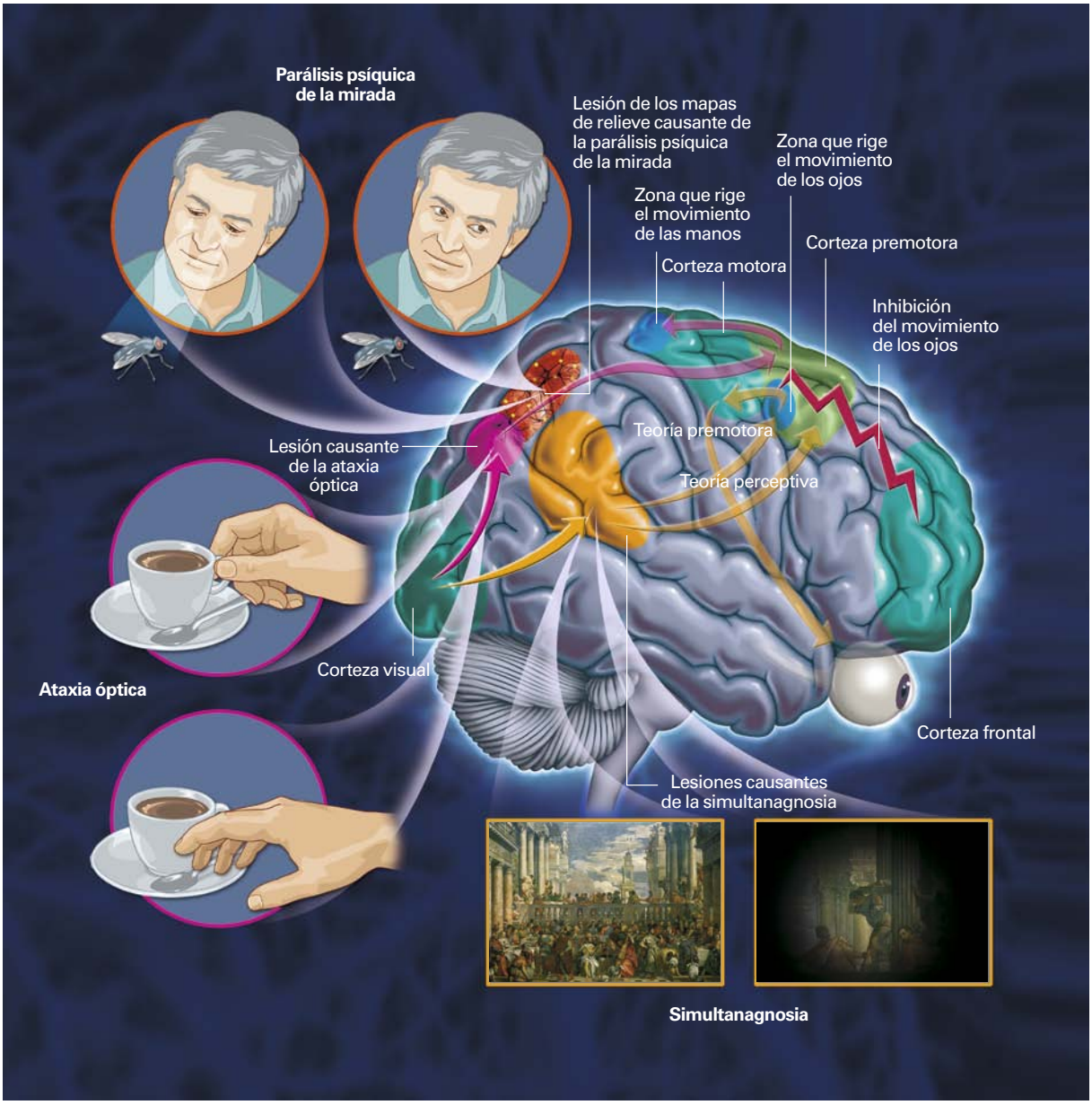
1 En 1909, el neurólogo Rudoplh Bálint describió un síndrome visual que llevaría su apellido, el síndrome de Bálint. Este afecta las áreas parietales del cerebro.

2 El síndrome de Bálint comprende tres tipos de alteraciones: la ataxia óptica, la simultanagnosia y un trastorno general de la atención visual.

3 Las personas afectadas no pueden adaptar el movimiento de su mano a la visión de un objeto y su mirada permanece fija en un punto, por lo que no perciben el espacio circundante, entre otras disfunciones.

EL AUTOR

Simon Clavagnier, doctor en neurociencias, investiga en la Universidad McGill, en Montreal.



Localización de las áreas cerebrales implicadas en el síndrome de Bálint

La ataxia óptica y la parálisis psíquica de la mirada resultan de lesiones de la vía dorsal (*flechas rosas*); la simultanagnosia sería resultante de lesiones de la vía ventral (*flechas amarillas*). En el caso de la ataxia óptica, la lesión de la corteza parietal impide que las informaciones visuales se conviertan convenientemente en informaciones motoras: el gesto marra el blanco. En la parálisis psíquica de la mirada, los mapas de relieve neuronales quedan deteriorados y los sujetos no pueden ya decidir sobre qué elementos visuales concentrar su atención (un insecto, por ejemplo). En la simultanagnosia, el paciente solo percibe un objeto por vez. Según la teoría premotora, en una persona normal la corteza frontal inhibe la señal que llega a la zona rectora del movimiento de los ojos (*línea en zigzag*): su atención puede desplazarse sin que los ojos se muevan. En un paciente con síndrome de Bálint, la señal no se transmite a la zona que rige el movimiento de los ojos y la atención queda focalizada. Según la teoría perceptiva, el paciente no puede ya construir una visión del espacio circundante a causa de lesiones de las vías motoras que permiten evaluar las distancias y los ángulos: solo es nítida la zona en que se fija la mirada. En el esquema, las flechas poco intensas representan las vías activas en un sujeto normal y bloqueadas en el paciente afectado de síndrome de Bálint.

¿Por qué esta digresión? Para llegar a la paradoja siguiente: en mi trabajo he tenido que examinar a pacientes afectados de simultanagnosia en los que no presentaba ningún problema el desplazamiento de los ojos, ni, por lo tanto, de la atención. Cuando se les muestra una lámina en la que figura una *F* grande y llena de pequeñas *n*, identifican perfectamente las pequeñas *n*, y pueden desviar la mirada por todas las características de la lámina. No obstante, permanecen incapaces de cobrar consciencia de que el conjunto de las pequeñas *n* forma una *F* grande. Midiendo sus movimientos oculares se constata que desplazan bien su mirada y también su atención; simplemente, ven los detalles sin ver el conjunto.

Se trataría de un trastorno de desorganización del espacio. Teniendo todas las *n* el mismo tamaño y, por ende, la misma importancia visual, no puede ser este un problema de mapa del resalto, como en el caso de la parálisis psíquica de la mirada. En estos pacientes ha dejado de funcionar la capacidad de ordenar la disposición de las *n* para crear la impresión de una forma que constituye una *F*.

Trátase de una aptitud para percibir cantidades precisas, tales como distancias y ángulos (lo que hace pensar en la ataxia óptica) y, al propio tiempo, de una facultad de percepción visual global, a cargo habitualmente de otra vía cerebral, que vamos a considerar.

Las áreas cerebrales alteradas en los pacientes afectados de síndrome de Bálint se encuentran en la vía visual dorsal: una vía de tratamiento de la información que, partiendo de las áreas visuales de la zona posterior del cerebro, llega hasta el lóbulo parietal. Hay una segunda vía de tratamiento de la información visual, la vía ventral: las informaciones, que parten de las áreas visuales posteriores, se transmiten a las zonas temporales, donde se verbalizan.

Suele admitirse que la vía ventral sirve para identificar los objetos que componen una escena visual. Esta vía entraría en funcionamiento cuando queremos distinguir los elementos de una escena: un árbol, un coche o un transeúnte. En cuanto a la dorsal, esta vía serviría para acotar la relación entre elementos de la escena: el transeúnte pasa por delante del coche, situado a la derecha del árbol. Es una vía que estructura el espacio. Según otros especialistas del sistema visual, esta vía utilizaría las informaciones visuales para efectuar un movimiento, por ejemplo, el de darle la mano a un transeúnte.

El síndrome de Bálint parece abonar la segunda hipótesis, pues en el caso de la ataxia óptica, que resulta de lesiones de la vía dorsal, los pacientes no utilizan la información visual para asir eficazmente un objeto. Sin embargo, saben aún describir con precisión la escena e indicar a qué objeto dirigen la mirada. Por consiguiente, la vía dorsal es necesaria para el tratamiento de la información visual destinada a la acción.

Asimismo, el examen del segundo cuadro del síndrome de Bálint (la parálisis psíquica) sugiere también la intervención de la vía dorsal en la utilización de los datos visuales para efectuar movimientos. Esta vez se trata de movimientos de los ojos: el paciente ve la escena, pero no puede aprovechar esta percepción para dirigir la mirada hacia donde él quiera. Con todo, la simultanagnosia podría poner de nuevo en cuestión nuestra concepción global del sistema visual e incluso la existencia misma de dos vías separadas.

Un continuo de vías visuales

Es difícil que la simultanagnosia pueda interpretarse como una incapacidad de efectuar un movimiento a partir de una percepción visual. Se trata de un problema perceptivo, lo que suele ir a cargo de la vía ventral. Ahora bien, las lesiones que causan la simultanagnosia son dorsales. Parece, pues, que el esquema dicotómico de una vía ventral y otra vía dorsal debe volver a ponerse en cuestión. Parece más razonable considerar que se trata de un continuo de vías visuales escalonadas desde las más ventrales hasta las más dorsales: cuanto más ventral fuera una, más serviría para identificar los objetos de una escena visual.

Aunque la simultanagnosia es ante todo un trastorno perceptivo, podría constituir también un trastorno motor, puesto que perturba la capacidad del sistema nervioso de evaluar con precisión las distancias y los ángulos. Si se ha de evaluar el tamaño de un objeto, se estima de manera poco precisa; pero si se trata de aprehenderlo, la precisión es bastante mayor: la mano se abre exactamente con la amplitud necesaria y lo ase en seguida con exactitud casi milimétrica. De este modo, las neuronas que en nosotros «organizan el espacio visual» haciéndonos percibir, por ejemplo, la forma de una *F* grande, podrían formar parte del sistema motor, localizado este en la vía dorsal del cerebro.

Las lesiones de la simultanagnosia afectarían a la vez a facultades motrices dorsales y a facultades perceptivas de la parte ventral. Lo que parece corroborar la idea de un continuo de vías visuales escalonadas entre un polo motor y un polo perceptivo. Mas los complejos datos de la neuropsicología solo permiten esbozar aquí una hipótesis. ★

Artículo publicado en *Mente y Cerebro* n.º 22

© *Cerveau & Psycho*

PARA SABER MÁS

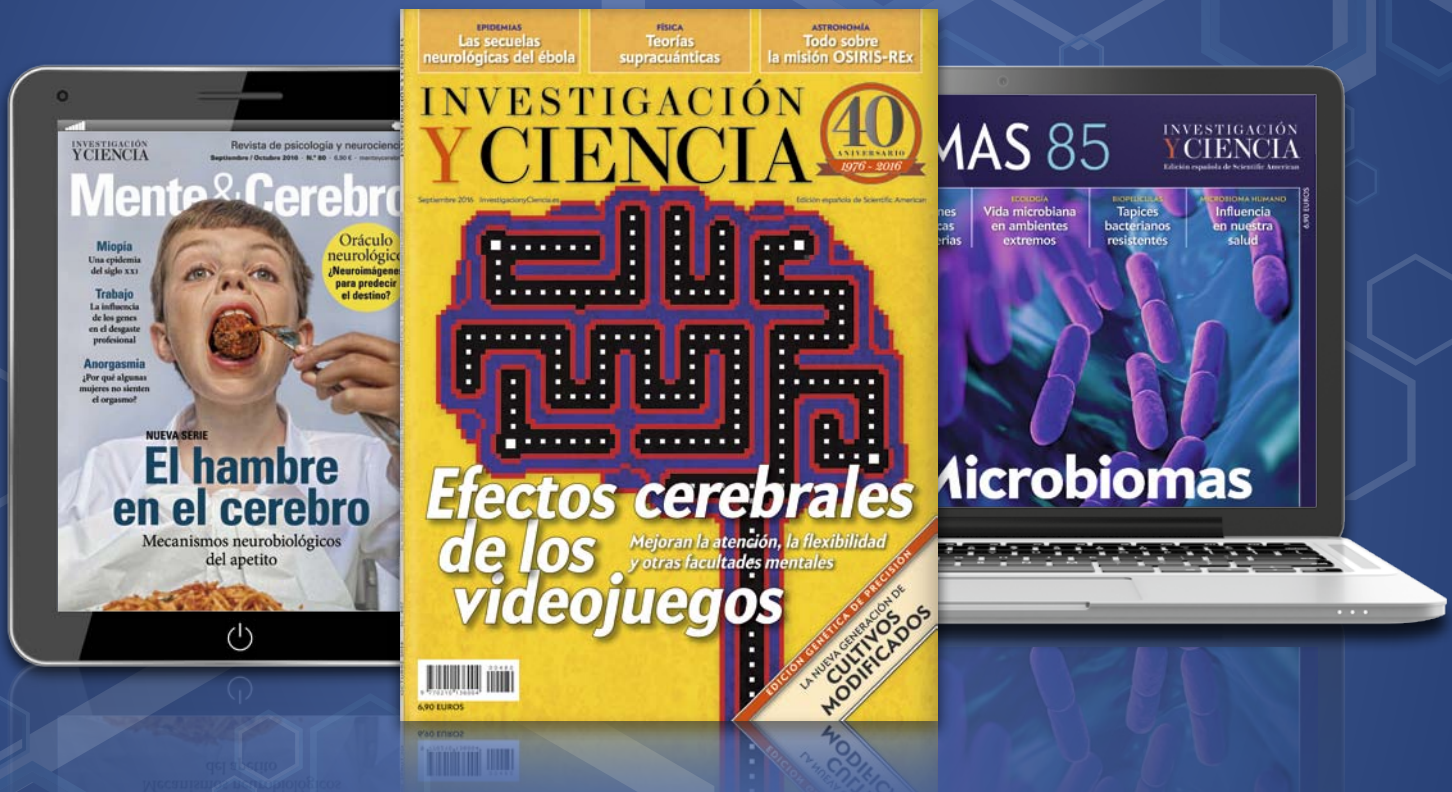
Object vision and spatial vision: Two cortical pathways. L. Ungerleider en *Trends in Neurosciences*, vol. 6, págs. 414-417, 1983.

Visual agnosia: Disorders of object recognition and what they tell us about normal vision. M. Farah. MIT Press, 1990.

Cortical control of visually guided reaching: Evidence from patients with optic ataxia. H. Karnath y M. Perenin en *Cerebral cortex*, vol. 15, págs. 1561-1569, 2005.

Accede a la HEMEROTECA DIGITAL

DE TODAS NUESTRAS PUBLICACIONES



Suscríbete y accede a todos los artículos

PAPEL
Elige la modalidad mixta y recibirás también las revistas impresas correspondientes al período de suscripción

ARCHIVO
Encuentra toda la información sobre el desarrollo de la ciencia y la tecnología durante los últimos 30 años

DIGITAL
Accede desde cualquier ordenador o tableta al PDF de más de 8000 artículos elaborados por expertos

www.investigacionyciencia.es

Prensa Científica, S.A.

SENSIBILIDAD ESTÉTICA Desde siempre la filosofía se esforzó por encontrar una teoría coherente de la sensibilidad estética. Los psicólogos comienzan ahora a indagar los secretos que constituyen el atractivo particular de una obra de arte

La percepción del arte

BERND KERSTEN

En el Instituto de Psicología de la Universidad de Berna acometimos, tiempo atrás, un experimento simple: solicitábamos de los voluntarios que mirasen, durante medio minuto, el cuadro que ve usted a la derecha (*figura 1*) para que se lo grabaran en la memoria con exactitud. Se les requería luego que mirasen la obra que aparece en la página siguiente (*2*).

Si, tras volver una y otra vez la página, usted no encuentra ninguna diferencia, consuélese. Lo mismo aconteció en nuestro experimento a uno de cada cuatro participantes. No resulta fácil memorizar los detalles de una imagen. Incluso modificaciones notables pasan inadvertidas hasta que emparejamos las dos versiones. Este fenómeno, fruto de la limitada capacidad de nuestra atención, se conoce en psicología por ceguera al cambio.

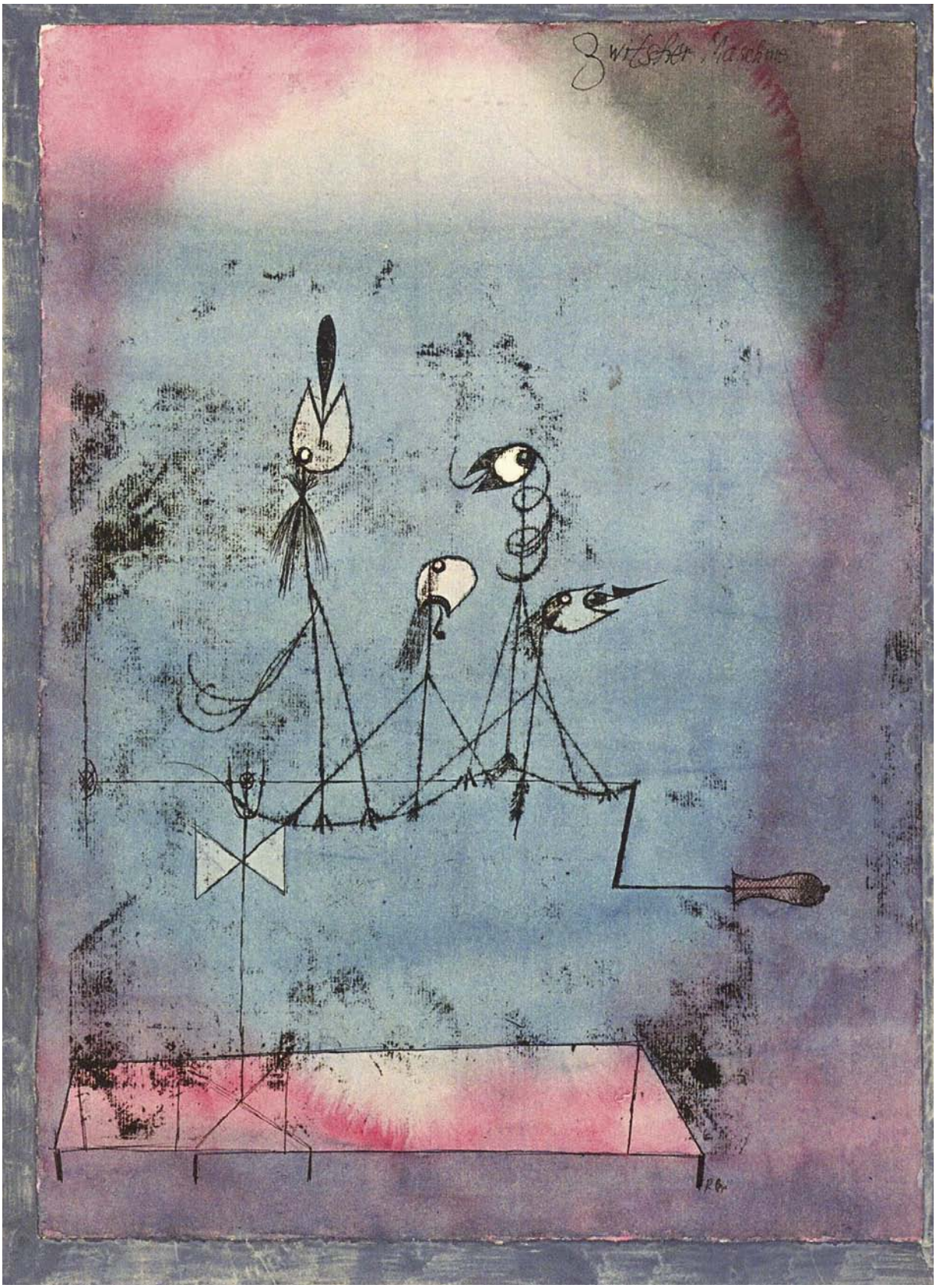
Con todo, nos sorprendió que los propios expertos en arte, que conocían esta obra de Paul Klee, fueran incapaces de acertar con mayor frecuencia que los sujetos inexpertos sobre cuál de las dos variantes era el cuadro original y cuál una falsificación. ¿Acaso no existe ninguna medida objetiva del efecto estético de una obra? «¡A quien pueda decirme por qué es bello un cuadro, le pago una botella!», retaba el pintor y grabador francés Edgar Degas (1834-1917). Suele traerse a colación la anécdota siempre que se aborda

En síntesis: *Gramática* del agrado

1 Según demuestran los test psicológicos y el análisis de las obras de arte, existen reglas estéticas que influyen en que consideremos bello un objeto artístico.

2 Por lo común, las personas preferimos la perspectiva espacial correcta y las formas que se repiten, características que podemos hallar en la naturaleza.

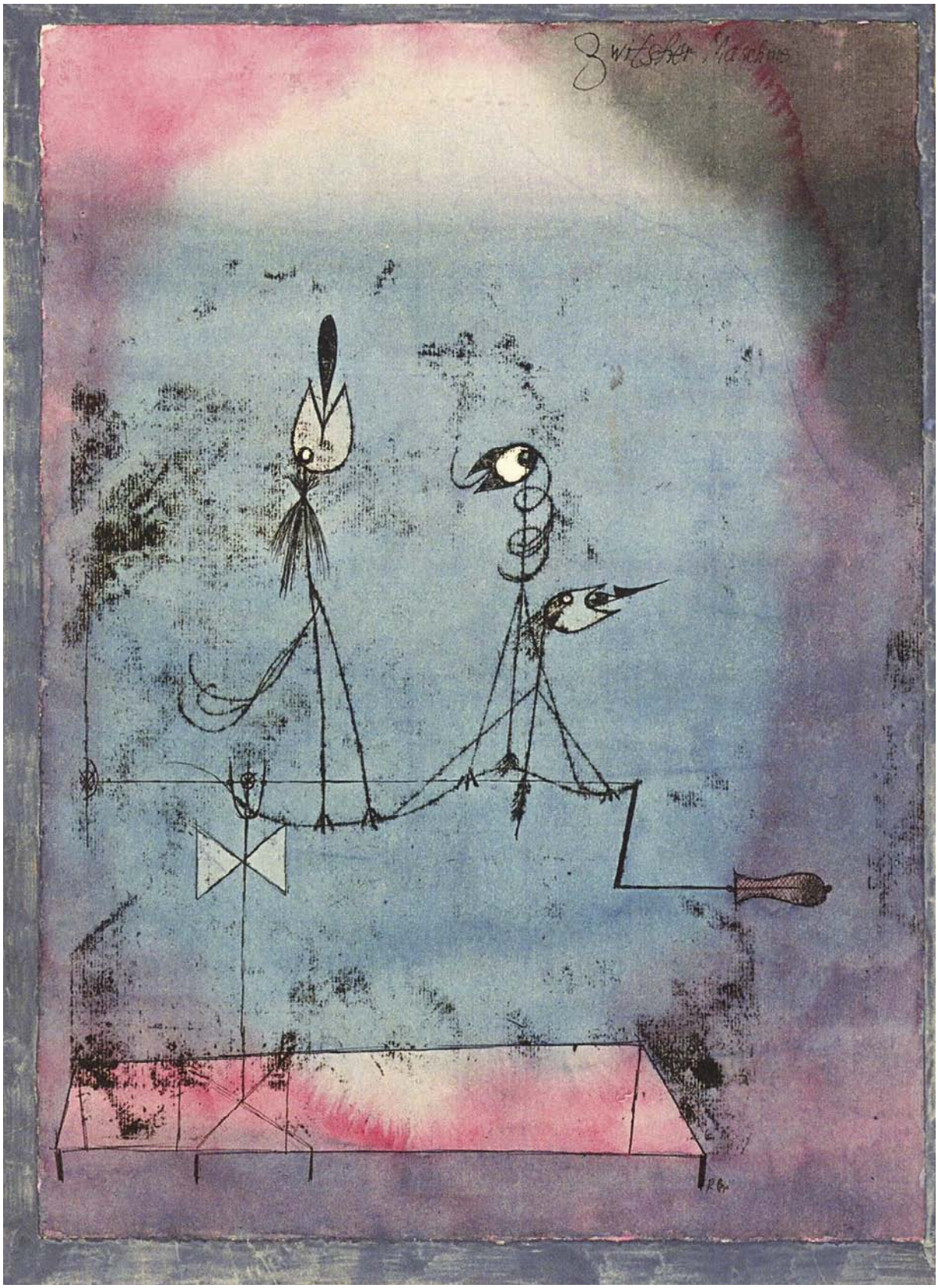
3 También se ha comprobado que nos gustan más las obras con cuyo estilo estamos familiarizados. Los colores que se utilizan también influyen.



DOMINIO PÚBLICO

1. Auténtico o falso: ¿Es este el original de *La máquina de trinar* (1922), de Paul Klee? ¿O el de la página siguiente?

VERSIÓN ALTERADA POR DANIEL STROCKER, INSTITUTO DE PSICOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE BERNA



2. ¿Reconoció la falsificación a primera vista? La solución aparece en letra pequeña arriba a la izquierda, en el margen de la ilustración.

DOMINIO PÚBLICO

3. Giotto di Bondone es considerado un pionero de la pintura en perspectiva. Su fresco *Jesús ante Caifás*, realizado hacia 1305, transmite la sensación de profundidad espacial. Sin embargo, algo no cuadra; la solución, en la página siguiente.

la cuestión en torno a la posibilidad de justificar la belleza o el efecto estético de una obra de arte. De hecho, muchos artistas se muestran escépticos a este respecto.

¿Cuestión de gustos?

¿Es el arte pura cuestión de gustos? No parece. Tal como muestran los test psicológicos, hay reglas estéticas, cuyo cumplimiento conlleva juicios concordantes sobre la belleza de un objeto artístico. Además, la psicología de la percepción muestra, a través del análisis de las obras, que algunos artistas célebres utilizan a la perfección los «cánones de la belleza».

Algunas de dichas reglas pueden parecer triviales a primera vista. Por ejemplo, la representación realista de la perspectiva espacial; hoy en día cualquier fotografía cumple este precepto. Pero todavía a inicios del Renacimiento, la mayoría de los artistas fracasaban a la hora de plasmar correctamente en perspectiva el mundo tridimensional en un soporte bidimensional. En aquella época todavía no conocían las leyes geométricas. Y puesto que percibir la espacialidad de manera consciente es algo difícil, casi nunca se consigue dibujarla sin recursos auxiliares.

A principios del siglo XIV, la idea de las líneas convergentes ya existía. Las formas geométricas de vigas o baldosas se estrechaban en profundidad y transmitían la impresión de hondura espacial. Pero nadie había logrado todavía una proyección correcta del espacio hasta entonces. ¿Consiguió Giotto di Boldone (1267-1337) una perspectiva correcta en su fresco *Jesús ante Caifás* (*3*)?

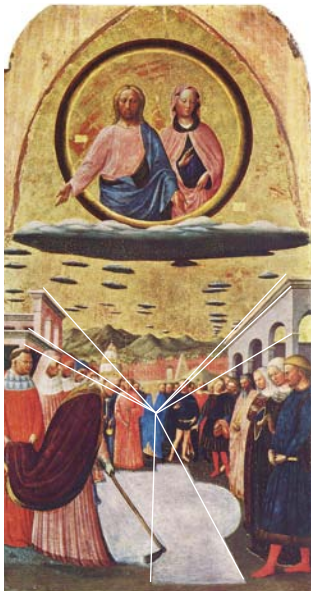
Un simple análisis aclara el sentimiento incómodo de que hay un desajuste (*6*). Según una perspectiva correcta, todas las líneas de fuga deberían encontrarse en un punto central, el punto de fuga. Giotto lo intenta, desde luego, en el envigado del techo, pero no lo logra del todo. Además, pinta las gradas del trono sin ningún punto de fuga, en la vieja perspectiva paralela.

El primer pintor del Renacimiento que consiguió una perspectiva central perfecta fue Masolino da Panicale, llamado también Tommaso di Cristoforo Fini (1383-1447). Al menos, esta es la tesis de Christopher W. Tyler, director del Centro de la Imagen del Cerebro Smith-Kettwell de San Francisco. Tyler considera a Masolino un genio ignorado del Renacimiento. Como prueba aduce su obra *El milagro de la nieve* (*4*). La tabla fue realizada seguramente con anterioridad a la última pieza del artista Masaccio (1401-1428), *La Santísima Trinidad* (*5*). En esta, por cierto, Masaccio consiguió la perspectiva central de una forma audaz: el cuadro debería contemplarse desde unos metros de distancia, a los pies de Cristo.

La belleza como familiaridad

Mas ¿por qué nos gusta solo la perspectiva espacial correcta, que se limita a imitar lo normal y cotidiano? El grupo encabezado por Piotr Winkielman, de la Universidad de California en San Diego, presentó a los voluntarios diversas figuras geométricas, cuya identificación era más o menos fácil: cuanto más deprisa las reconocían, mayor gusto encontraban en ello los probandos, según se desprendía de su sonrisa, casi imperceptible, que los

4 **5**



DOMINIO PÚBLICO

En el *Milagro de la nieve*, hacia 1423 (*izquierda*), Masolino logra por primera vez la perspectiva central; antes que Masaccio con su obra *La Santísima Trinidad*, hacia 1427 (*derecha*).

DOMINIO PÚBLICO

6. Las líneas de fuga del techo desembocan más o menos en un punto central. En cambio, en las gradas del trono, Giotto cambia a la perspectiva paralela.

investigadores medían en la contracción del músculo risorio zigomático mayor. Por lo visto, con las leyes geométricas de la perspectiva sucede algo muy parecido a lo que acontece en el reconocimiento de objetos: nos resultan familiares, aunque sea inconscientemente. Por esa razón, nuestro cerebro valora sin esfuerzo las representaciones realistas del espacio. Por lo demás, la ordenación «natural» de los objetos enriquece la historia representada y nos complace.

Un tratamiento fluido de los estímulos produce agrado. Lo observamos, por ejemplo, en un dato común: los artistas aplican con frecuencia colores complementarios en sus pinturas. Cuando estos se encuentran de lado, el efecto de color aumenta. Además, el contraste del color se puede incrementar todavía más mediante un fino intersticio blanco entre las superficies coloreadas, como ha descubierto el artista suizo Samuel Buri tras numerosos ensayos. En sus pacientes experimentos, se dedica a intensificar el efecto de sus cuadros, con la tenacidad que lo haría un psicólogo experimental.

Podemos apelar también a nuestra hipótesis sobre la facilidad de procesamiento para explicar por qué se imponen en cierto momento determinados estilos pictóricos o gozan de mayor estima. Helmut Leder, del Instituto de Psicología de la Universidad de Viena, ha puesto a prueba en diversos estudios nuestra percepción de los estilos. Los voluntarios de su ensayo tenían que valorar espontáneamente cuánto les agradaban diversas pinturas. En una segunda fase de observación de los mismos cuadros, los participantes debían especificar su grado de conocimiento del estilo correspondiente a cada época. Se comprobó que los probandos habían preferido las obras con cuyo estilo estaban más familiarizados.

No debe extrañarnos, por tanto, el comentario de Louis Leroy, crítico de arte, en la exposición del año 1874. Presentaban sus obras Claude Monet, Paul Cézanne, Camille Pissarro y otros pintores. Leroy tachó los cuadros

EL AUTOR

Bernd Kersten es profesor en el Instituto de Psicología de la Universidad de Berna.

de «horribles y confusos a la vez»: no eran más que impresiones fugaces a lo sumo (en alusión al cuadro de Claude Monet *Impresión, sol naciente; 7*). Así nació el nombre del movimiento pictórico, el impresionismo.

Monet, según conjetura Margaret Livingstone, de la facultad de medicina de Harvard, debía gozar de la capacidad de evaluar intuitivamente los valores de claridad de los colores, un don singular. Como reveló el análisis que Livingstone hizo, en 2003, del cuadro de Monet, el disco centelleante del sol y sus reflejos en el agua se distinguen de su entorno por el color, mas no por la claridad. En la versión en gris de la obra (*8*) apenas si se distingue ya el sol. Gracias a la investigación sobre el cerebro, se sabe que la percepción de las formas en el encéfalo se apoya sobre todo en las diferencias de claridad. Estas son procesadas también como color en otro canal perceptivo. Dado que nuestro cerebro, en ausencia de diferencias de claridad, no puede localizar con seguridad la luz solar en el cuadro *Impresión, sol naciente,* parece ella centellear ligeramente ante nuestros ojos, como la auténtica luz del sol.

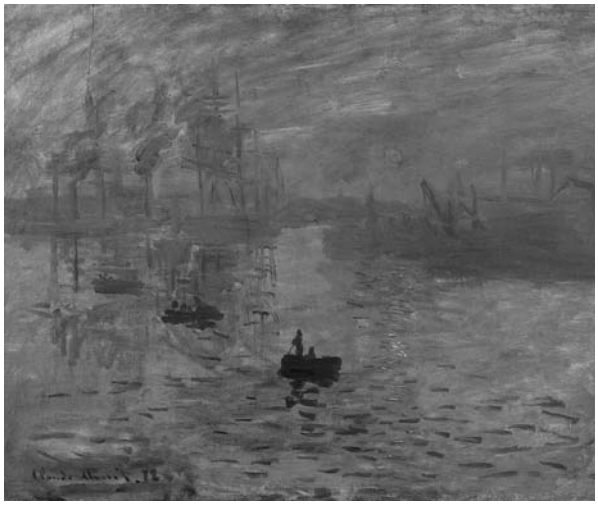
Como todo estilo artístico, el impresionismo se distingue por determinadas propiedades formales características y reconocibles. Sus representantes aplican frecuentemente toques de color yuxtapuestos, que solo al ser contemplados desde cierta distancia se confunden ópticamente en un color mixto: así, el rojo sobre verde produce amarillo; tomarlo en cuenta mientras se pinta, puede considerarse una facultad artística especial. Con esto se confirma la opinión de Cézanne: el artista no es más que un órgano receptor, un aparato registrador de sensaciones de los sentidos, aunque, eso sí, bueno, sensible y complicado, sobre todo en comparación con los demás hombres.

En cuanto a los pintores abstractos, ¿qué hay de su talento artístico? ¿Qué es lo que distingue las obras de Jackson Pollock de un batiburrillo de manchas de color (*9*)? En 1999, Richard Taylor, físico de la Universidad de Oregón, descubrió la existencia de una regularidad sorprendente en las obras de Pollock. En sus célebres *drip paintings* no dejó caer al azar las gotas de pintura sobre el lienzo yacente en el suelo. Al contrario, las obras de los años cuarenta y principios de los cincuenta del siglo pasado poseen una característica asombrosa: una sección del cuadro muestra, al ser ampliada, idéntica estructura, a la manera en que cada ramillete de la coliflor se parece a la coliflor entera. Con ello, el artista Pollock se había adelantado a la ciencia: los matemáticos no desarrollaron la teoría del caos hasta los años sesenta. A esta siguió en los setenta una geometría fractal, que analiza con medios matemáticos los patrones sibisemejantes. Es decir, veinticinco años antes de su descubrimiento matemático, Pollock había pintado patrones sibisemejantes. Y le salió tan bien, que ya en vida sus cuadros alcanzaron precios elevados, sin que los compradores supieran muy bien qué era lo particular de aquellas obras. Taylor pidió a una serie de personas que copiaran las obras de Pollock: la característica sibisemejanza siempre se echaba a perder rápidamente. Por medio de análisis matemáticos, Taylor consiguió incluso identificar falsificaciones de cuadros del artista.

¿Cómo se explica nuestra atracción por la sibisemejanza? Quizá produzca un placer particular el descubrimiento de regularidades. Entra en juego, además, su aire de familiaridad; árboles, nubes y perfiles del paisaje siguen todos el principio de sibisemejanza. En cierto sentido, Pollock buscaba intuitivamente el carácter fractal: «Quisiera atrapar el ritmo de la naturaleza».

7

8



DOMINIO PÚBLICO

El sol que se ve en la pintura *Impresión, sol naciente* (1872), de Paul Monet, desaparece en su versión en tonos de gris. El efecto no es casualidad, sino talento artístico, dicen los neurobiólogos.

© DETLEF SCHOBERT (WWW.FLICKR.COM) / CREATIVE COMMONS (CC BY-ND 2.0)

9. El cuadro *Alquimia* (1947) pertenece a un período creativo en que las *drip paintings* de Jackson Pollock alcanzaron una complejidad particularmente elevada.

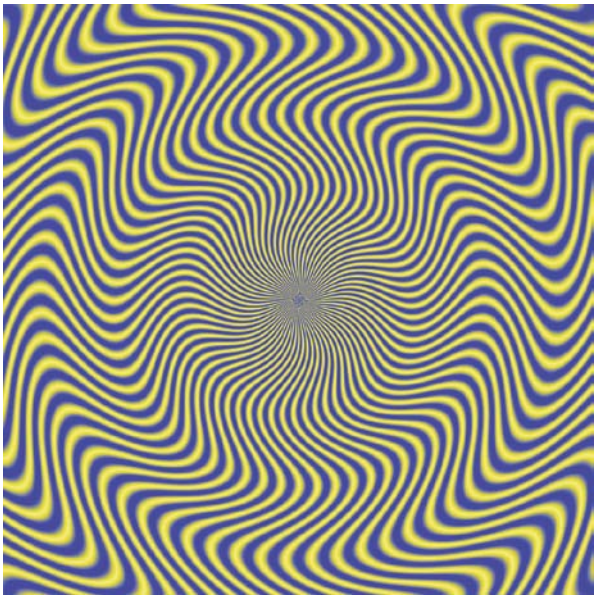
Fractales angustiosos

Sin que nos percatemos, nuestro cerebro procesa más fácilmente las formas que se repiten, razón por la cual encontramos bella la naturaleza. No es porque sí que el modernismo imitó la pluralidad de formas de la naturaleza; ese fue el primer estilo artístico moderno que cautivó a una gran parte de la sociedad. Da la impresión de que el reconocimiento de regularidad y orden procura a los sentidos una experiencia acentuada por el placer.

Pollock fue aumentando la dimensión fractal de sus cuadros a lo largo de su evolución artística. Los patrones cubrían cada vez más superficie en el lienzo. (Mientras que, por ejemplo, las formaciones de nubes en el cielo vienen a alcanzar una dimensión fractal de 1,3, las *drip-paintings* tardías de Pollock muestran una dimensión de 1,7.)

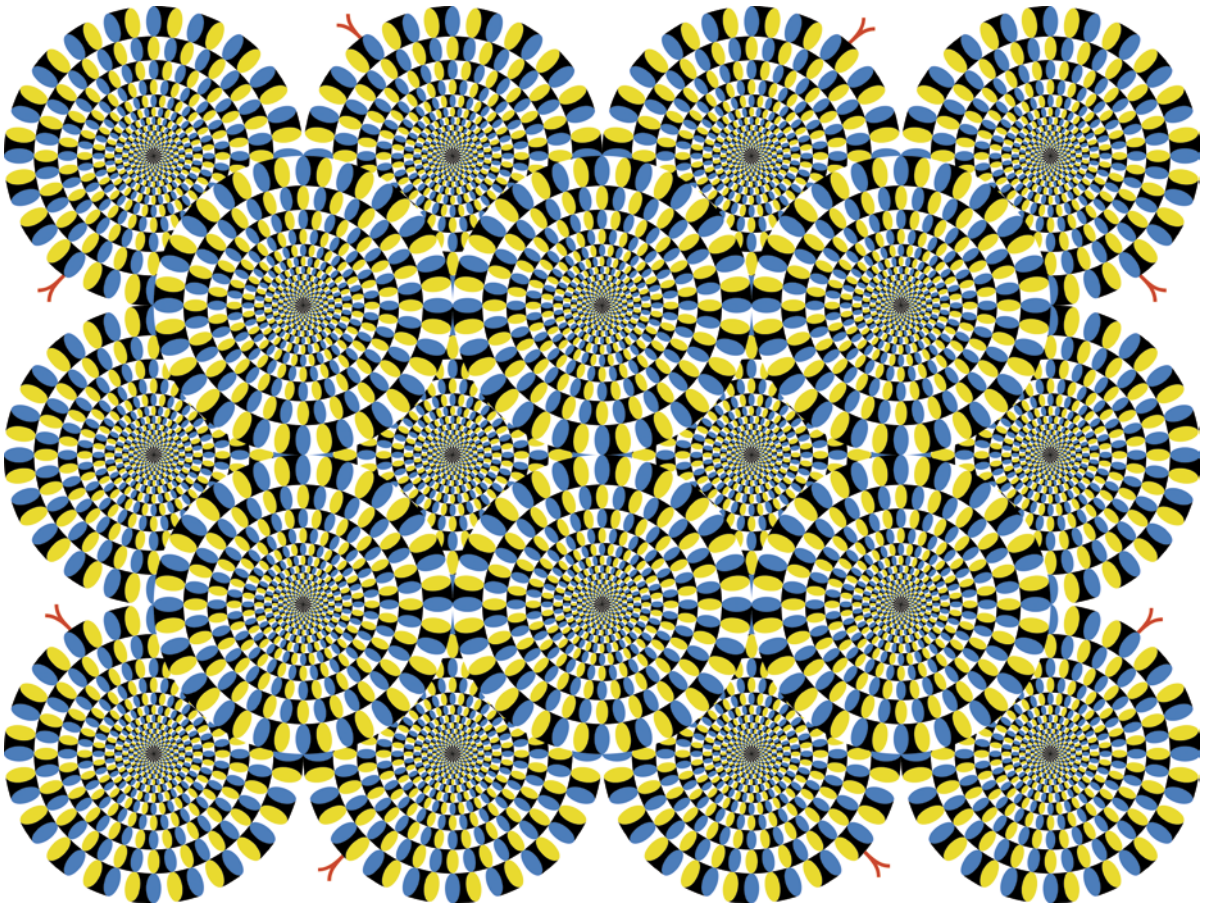
Taylor tuvo la idea investigar el efecto fisiológico de diversos cuadros de Pollock. Para ello determinó la resistencia eléctrica de la piel de los espectadores, lo cual es una medida de la producción sudorífica y con ello de la excitación de los mismos. Una pintura con una dimensión fractal media resultó tener un efecto tranquilizador; la resistencia de la piel disminuía. En cambio, las obras tardías del pintor pusieron a prueba a los voluntarios de Taylor. El exceso de dimensión fractal turba a ciertos espectadores. Sin olvidar que puede esconderse una pretensión artística al traspasar lo convencional y aceptado.

Los cuadros de Bridget Riley gozan de amplia reputación. Una de las fundadoras del op-art, diseñó en los años sesenta unos patrones que inducen la impresión ilusoria de movimiento. En ningún otro estilo artístico es tan visible la relación entre la psicología de la percepción y la percepción del arte. Inspirándose en Riley, Johannes Zanker, director del departamento de psicología de la Universidad de Londres, elaboró los así llamados riloides (*10*). Junto con ellos, dio una explicación de la descon-



CORTESÍA DE JOHANNES ZANKER

10. Johannes Zanker se inspiró en el movimiento op-art de los años sesenta del siglo pasado para la creación mediante ordenador de riloides como este.



CORTESÍA DE AKIYOSHI KITAOKA (*ROTATING SNAKES*, 2003)

11. Akiyoshi Kitaoka diseña unas ilusiones de movimiento que causan una impresión muy artística, para indagar los secretos de la percepción humana.

certante ilusión de movimiento: no nos percatamos de nuestros sutiles movimientos oculares involuntarios (movimientos microsacádicos), a pesar de que la imagen en la retina se desplaza constantemente debido a ellos. Ahora bien, al parecer, los estrechos patrones finamente dispuestos del riloide provocan movimientos microsacádicos de otro tipo; el cerebro es incapaz de corregir los desplazamientos resultantes de la imagen y, por eso, percibimos movimientos.

¿Arte por ordenador?

Con frecuencia creciente, científicos y artistas trabajan en proyectos conjuntos para entender mejor nuestra percepción. La obra de Riley revela que el arte se origina en el ojo del observador; sin movimientos oculares no habría efecto de movimiento. Akiyoshi Kitaoka, de la Universidad Ritsumeikan de Kyoto, diseña imágenes en las que diferencias asimétricas de claridad producen la impresión de movimientos rotatorios (*11*). Sin embargo, ni el mismo Kitaoka conoce la neurofisiología de la rotación en sentido contrario de los círculos en la periferia. Con todo, el efecto supera en mucho a la impresión de movimiento que se consiguió en los cuadros del op-art.

¿Terminarán los científicos por convertirse en genuinos artistas? Zanker, quien crea sus imágenes en el ordenador por medio de fórmulas matemáticas, muy conscientemente no denomina arte a sus producciones: «Los riloides no son más que matemática sencilla. Lo que falta es el acto creativo».

Ni la aplicación intuitiva ni la consciente de principios estéticos bastan para la consecución de una obra de arte. Se los podría entender, sin embargo, como una *gramática* que fomenta el agrado o al menos la atención. Ambas cosas, a su vez, preparan el camino hacia ulteriores experiencias de descubrimiento sensible, cuya total plenitud solo se manifiesta en su confrontación con el mensaje que constituye el contenido de una obra de arte. ★

Artículo publicado en *Mente y Cerebro* n.º 21

PARA SABER MÁS

Praxisfelder der Wahrnehmungspsychologie. Dirigido por B. Kersten. Huber Verlag, Berna, 2005.

ANTROPOLOGÍA Existe la opinión generalizada de que mujeres y hombres percibimos de forma diferente la dimensión estética de las cosas. Aunque la bibliografía existente aporta pocos datos al respecto, el estudio de atributos visuales tales como el color añade alguna información al respecto

La valoración estética, ¿una actividad ligada al sexo?

ENRIC MUNAR, MARCOS NADAL, CAMILO J. CELA Y FERNANDO MAESTÚ

En nuestro entorno social más cercano, particularmente en el de cualquier pareja, es bastante habitual comprobar cómo hombres y mujeres abordamos de manera distinta las tareas relacionadas con decisiones de índole estética. Los principales objetos de interés estético de unas y otros también suelen ser diferentes. A pesar de que cada uno de nosotros pueda tener sus propias intuiciones acerca de cuáles son las razones de ese fenómeno, la ciencia puede y debe explicarlas.

Para dar respuesta a este interrogante y a otros similares, no pocos autores han distinguido entre causas de carácter cultural y causas innatas y han situado el origen de las diferentes conductas en unas u otras. No obstante, resulta obvio que ambas categorías —cultural frente a innato— no son excluyentes entre sí: el hecho de que un patrón de comportamiento sea tildado de cultural no implica que por ello carezca de toda relación de origen con la naturaleza de quien lo protagoniza. Su principio sigue siendo connatural al ser humano.

En la realidad, el factor cultural y el innato son dependientes entre sí, vía una interesante dialéctica. De todas maneras, insistir en la disección conceptual entre ambos ayuda a comprender mejor el comportamiento humano, en general, y las diferencias entre mujeres y hombres, en particular.

Diferencias en las preferencias estéticas

Nuestro grupo de investigación Evolución y Cognición Humana, unidad asociada al Instituto de Física Interdis-

Intuitivamente suponemos diferencias entre sexos en la apreciación estética. Sin embargo, las investigaciones solo han mostrado ciertas diferencias respecto al uso del color y del espacio relacionados con la estética.

MENTEY CEREBRO (cuadro): ISTOCK / 4X6 (*hombre*); ISTOCK / KONSTANTIN KAMENETSKIY (*mujer*)

ciplinar y Sistemas Complejos (Universidad de las Islas Baleares-Consejo Superior de Investigaciones Científicas), se centra en el factor innato, por encima del cultural. Tiene como objetivo principal la caracterización de la naturaleza del ser humano, es decir, de aquello que tenemos en común todos los humanos por el hecho de pertenecer a una misma especie y que resulta, por lo general, un tanto ajeno a los embates culturales.

Ese objetivo genérico implica determinar los rasgos mentales que nos distinguen de otras especies emparentadas de forma estrecha con nosotros, como los chimpancés y otros primates, además de elaborar detalladas descripciones y explicaciones de los aspectos psicológicos, neuronales y evolutivos de esos rasgos exclusivos.

Nuestra línea de investigación nos ha conducido recientemente hasta algunos resultados que aportan pistas acerca de una posible diferencia congénita entre sexos a la hora de apreciar la belleza. Apuntamos, ya desde el comienzo, que en este estudio hemos seguido la propuesta conceptual que utiliza el término «sexo» para referirse al conjunto de factores biológicos y evolutivos que contribuyen a las diferentes maneras en que mujeres y hombres se comportan, piensan y sienten, mientras que el vocablo «género» queda reservado para el conjunto de diferencias entre los roles culturales de «hombre» y «mujer».

Con el objetivo de conocer los patrones de actividad cerebral que subyacen a la apreciación de la belleza, realizamos un experimento en el que se pedía a 10 hombres y 10 mujeres que observaran una serie de ilustraciones y que respondieran si cada una de ellas les parecía bella o no. Mientras acometían esa tarea, registramos su actividad cerebral mediante magnetoencefalografía (MEG). La MEG es una técnica de neuroimagen que permite detectar los cambios en los campos magnéticos generados por la actividad postsináptica de las neuronas piramidales de la corteza cerebral, con una resolución temporal del orden de milisegundos.

Los resultados indicaron que, tanto en mujeres como en varones, se producía una mayor activación en algunas zonas del lóbulo parietal cuando observaban estímulos que clasificaban como bellos. No obstante, aparecía cierta diferencia: esa activación parietal era bilateral en mujeres y claramente lateralizada en el lóbulo derecho en hombres.

Tal diferencia de activación pone de relieve, en nuestra opinión, la existencia de estrategias de procesamiento cognitivo dispar en mujeres y varones a la hora de decidir acerca de la belleza de las imágenes, sobre todo ante aquellas que efectivamente consideran bellas.

En síntesis: Diferencias y similitudes

1 No existen trabajos científicos sistemáticos y concluyentes que demuestren que la apreciación estética es diferente entre mujeres y hombres.

2 Las diferencias entre sexos se han hallado en atributos básicos como el uso del espacio y el color: las mujeres hacen un uso más intenso del mecanismo rojo-verde y los hombres del mecanismo claro-oscuro, entre otras disimilitudes.

3 Esas diferencias de color y uso del espacio encuentran en la teoría del cazador-recolector una explicación de carácter evolutivo.

Tipo de tareas

El siguiente paso fue averiguar el tipo de tareas con las que se relacionan esas zonas activadas de forma diferencial. Después de indagar en la bibliografía, la hipótesis que, a nuestro juicio, cobra más valor es la relacionada con el procesamiento de las relaciones espaciales formulada en 1987 por Stephen M. Kosslyn, actualmente en la Universidad Harvard.

Según Kosslyn, existen dos procesos que codifican y representan diferentes tipos de relaciones espaciales entre objetos. Las relaciones espaciales *categóricas* se refieren a las posiciones de los objetos en categorías laxas respecto a otros elementos; por ejemplo, «arriba o abajo», «izquierda o derecha», «delante o detrás», «dentro o fuera». Por otro lado, las relaciones espaciales *coordenadas* suponen una información métrica más precisa con respecto a distancias entre objetos.

Existen algunos otros estudios que muestran que los hombres tienden a un mayor uso de las relaciones espaciales coordenadas y las mujeres tienden a usar en mayor medida las relaciones espaciales categóricas, y que estos usos se hallan asociados con la actividad de sendos lóbulos parietales. El parietal izquierdo parece estar más involucrado en la exploración de relaciones espaciales

LOS AUTORES

Enric Munar Roca es profesor de percepción y cognición visual de la Universidad de las Islas Baleares (UIB) e investigador del grupo Evolución y Cognición Humana, grupo asociado al Instituto de Física Interdisciplinar y Sistemas Complejos (UIB-CSIC). *Marcos Nadal Roberts* es profesor de psicología del arte y de estética experimental de la UIB e investigador del grupo Evolución y Cognición Humana. *Camilo J. Cela Conde* es catedrático de filosofía y profesor de antropología de la UIB y director del grupo Evolución y Cognición Humana. *Fernando Maestú Unturbe* es director del Laboratorio de Neurociencia Cognitiva y Computacional del Centro de Tecnología Biomédica (UCM-UPM) de Madrid.

Estímulos experimentales: cuadros y fotografías

Los participantes se pronunciaron acerca de la belleza de 400 imágenes. La mitad de estas eran fotografías de paisajes, de escenas urbanas, o de artefactos y objetos cotidianos. La otra mitad eran reproducciones de obras de arte pertenecientes a diversas escuelas: realismo, impresionismo, postimpresionismo y arte abstracto, cada una representada por un conjunto de 50 piezas. Se incluyó esta variedad de estímulos para ofrecer a cada uno de los participantes un abanico amplio con el objetivo de que pudiera expresar suficientes valoraciones, tanto positivas como negativas. Las imágenes muestran dos ejemplos de estímulos usados en el experimento. A la izquierda figura *Paisaje de Capri* (1878), de Francisco Pradilla y Ortiz; a la derecha aparece un ejemplo de escena urbana.

REPRODUCIDO CON PERMISO DEL MUSEO NACIONAL DEL PRADO. ARCHIVO FOTOGRÁFICO

CORTESÍA DE LOS AUTORES

categóricas, mientras la actividad del derecho parece subyacer al establecimiento de relaciones espaciales coordenadas.

Por consiguiente, nuestros resultados parecen indicarnos que varones y mujeres activan estrategias de análisis espacial distintas durante la tarea de decidir sobre la belleza de imágenes. La actividad marcadamente lateralizada en el hemisferio derecho sugiere que los hombres están utilizando estrategias espaciales basadas sobre todo en coordenadas. En cambio, las mujeres, o bien utilizan ambas, o bien utilizan en mayor medida las categóricas.

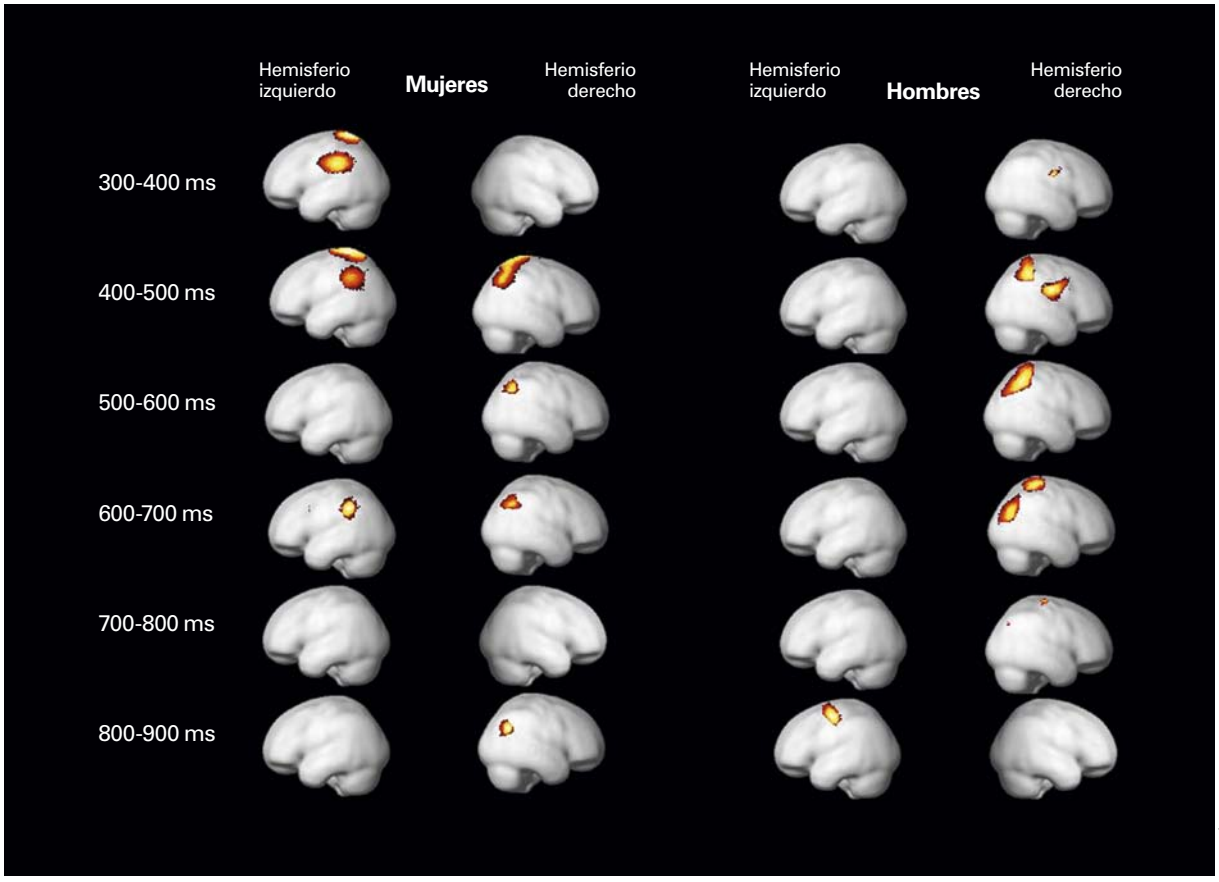
El origen de la disparidad

Una vez se constatan diferencias en la actividad cerebral de hombres y mujeres ligada a las decisiones sobre la belleza, cabe preguntarse por el origen de esos comportamientos dispares. ¿En virtud de qué mecanismo y en qué momento de la evolución de nuestra especie aparecieron tales diferencias? Con el fin de dar respuesta a esta cuestión, partimos de la hipótesis de la división del trabajo en dos: cazadores y recolectores. Según esta hipótesis, a lo largo de la trayectoria evolutiva del ser humano, y, sobre todo, desde el Pleistoceno, hombres y mujeres realizaron diferentes tareas de cara a obtener el alimento: mientras que ellos se encargaban de la caza, ellas serían las responsables de la recolección de frutos y tubérculos.

Existen pruebas que respaldan la idea de que el uso diferencial que hacen mujeres y hombres de estrategias espaciales categóricas y coordenadas estaría relacionado con esa división de labores para la obtención de recursos. Dichas pruebas han sido adecuadamente revisadas en el anuario *Yearbook of Physical Anthropology* de 1996, por Thomas Wynn, de la Universidad de Colorado. Tituló su trabajo «Evolución de las diferencias sexuales en la cognición espacial».

La selección natural habría favorecido que las mujeres, recolectoras, fuesen más conscientes que los hombres de los objetos situados en su entorno y se orientaran hacia estos durante la recolecta, incluso hacia los que no estaban relacionados de forma directa con esa tarea. A su vez, la selección natural habría favorecido que los hombres, cazadores, aplicaran mayoritariamente estrategias espaciales basadas en conceptos como la distancia y la situación respecto a los puntos cardinales, necesarios para la orientación en espacios abiertos y en trayectos más amplios, que implican frecuentes cambios de rumbo.

A pesar de que nuestros resultados sugieren que varones y mujeres siguen estrategias diferentes cuando valoran la belleza, en la bibliografía especializada no aparecen disparidades concluyentes entre los dos sexos en cuanto a las valoraciones en sí, es decir, en cuanto a los resultados de dichos procedimientos. Hay que aclarar no obstante, que los escasos trabajos experimentales que han pretendido estudiar las diferencias entre mujeres y hombres en la apreciación de la belleza, lo han hecho, sobre todo, utilizando ilustraciones artísticas.



CORTESÍA DE LOS AUTORES

Tanto en las mujeres como en los hombres se produce una mayor activación de los lóbulos parietales en la observación de estímulos bellos durante los primeros 900 milisegundos (ms) de contemplación. Sin embargo, esa activación es bilateral en las mujeres, mientras que aparece lateralizada en el lóbulo derecho en los hombres.

Arte y estética

Antes de seguir avanzando en nuestra exposición, veamos conveniente aclarar los conceptos de arte y estética y la relación que existe entre ellos. Dado que, a lo largo de los siglos, ambas nociones han sido objeto de numerosos y amplios tratados filosóficos y de teoría del arte, sin que se haya llegado a ningún acuerdo sobre su naturaleza, cualquier intento por nuestra parte de aportar una definición esencial sería parcial y simplificado.

Optaremos por una definición puramente pragmática de estos conceptos. Consideraremos que una imagen es «artística» si se expone o ha sido expuesta en museos o se incluye entre sus catálogos, y que una imagen es «estética» si se puede decir de ella que destaca por su belleza u originalidad, por el interés o agrado que despierta, o por cualquier combinación de tales rasgos.

El conjunto de estudios experimentales con obras artísticas que han puesto a prueba las posibles disparidades entre mujeres y hombres a la hora de percibir algo como bello se han centrado, en parte al menos, en las diferencias de preferencia por alguno de los estilos artísticos. Tanto en el trabajo de Donald J. Polzella, de la Universidad de Dayton, como en el de Adrian Furnham, del Colegio Universitario de Londres, se concluye que las mujeres prefieren la pintura impresionista y rococó en mayor medida que los hombres. En cambio, los hombres presentan una preferencia hacia obras expresionistas, cubistas, de *pop art* y abstractas, como también apunta el trabajo.

Sin embargo, han aparecido varios estudios —es el caso de otro del mismo Polzella, en asociación con Wendy M. Limbert, de la Universidad de California— que no han hallado ningún tipo de diferencias en lo que a predilección por un estilo se refiere.

Olof Johnson y Robert H. Knap, de la Universidad Wesleyan, prefieren centrarse en el contenido de la obra artística. Y llegan a la conclusión de que las mujeres demuestran una mayor inclinación hacia contenidos de carácter personal, íntimo y sensual. Por el contrario, los hombres se muestran más afines a los contenidos impersonales, espléndidos y abstractos.

La contraposición de contenidos personales e impersonales separa a las obras de arte en aquellas que representan situaciones en las que el centro es la individualidad

de un ser humano y aquellas en las que la individualidad queda diluida o eliminada por completo. La diferencia del contenido íntimo frente al espléndido radica en la orientación introspectiva del personaje de la obra, en el caso del íntimo, y en una perspectiva grandilocuente del entorno, en el caso del espléndido. Por último, la distinción sensual/abstracto nace de contraponer un contenido más emotivo y apasionado con un significado más neutro, de menor implicación para el espectador.

En el primer trabajo citado de Polzella, las mujeres mostraron preferencia por las escenas urbanas y por aquellas en las que aparecían comportamientos humanos, los hombres por composiciones de paisajes y por puertos.

En 1963, Robert M. Frumkin, de la Universidad estatal de Kent, concluía en un artículo que las preferencias estéticas de las mujeres coincidían en mayor medida que las de los hombres con las obras de arte. No obstante, en un estudio de 1981 de Ronald W. Neperud, de la Universidad de Wisconsin, se indicaba justo lo contrario, a saber, la mayor adecuación de las preferencias de los hombres hacia las obras artísticas.

En conjunto, lo anterior significa que quizá convenga seguir diseñando estudios experimentales más ajustados al objetivo de descubrir los motivos subyacentes a la diferencia entre la manera en que valoran la belleza hombres y mujeres, si es que realmente existe tal disparidad.

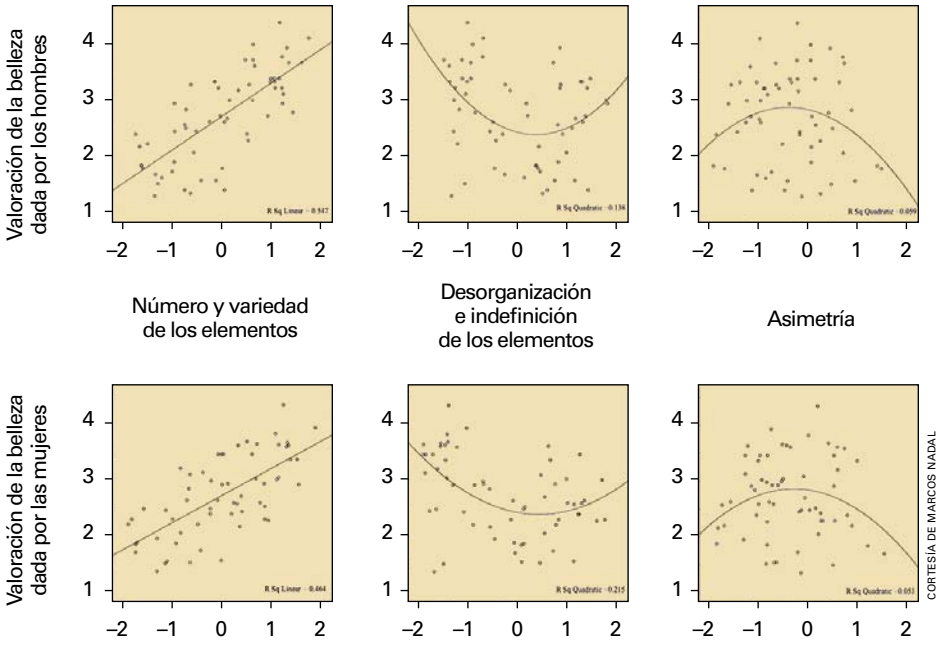
Para ello sería conveniente utilizar condiciones experimentales que no sean tan generales como las aplicadas para estudiar las preferencias de los estilos estéticos, los contenidos o la distinción entre obras artísticas y no artísticas. Y entrar con un poco más de detalle en el estudio diferencial de los atributos visuales y cognitivos

Relación entre complejidad visual y belleza según sexos

Los tres principales factores que contribuyen a la complejidad visual son:

- **el número y la variedad de los elementos que componen una figura**
- **la desorganización e indefinición de esos elementos como parte de una escena coherente**
- **la asimetría**

Estos gráficos muestran las diferentes relaciones que guardan los tres factores con la belleza valorada por los hombres (*fila superior*) y mujeres (*fila inferior*). Se aprecia una extraordinaria similitud entre los dos sexos en cuanto a la influencia sobre los valores de belleza que tienen los tres factores de complejidad visual. Tanto hombres como mujeres otorgan una mayor puntuación de belleza a las imágenes que contienen un gran número y variedad de elementos; dan menor puntuación a aquellas imágenes de desorganización intermedia, y una mayor puntuación a las imágenes de asimetría intermedia.



CORTESÍA DE CAMILO J. CELA

En la indumentaria de cazadores hadza de Tanzania se observa la utilización de algunos colores, atributo visual que diferencia hombres y mujeres. Esa diferenciación en el uso y preferencia de colores según sexo halla una posible explicación filogenética en la hipótesis del cazador-recolector.

más básicos, como pueden ser el contraste, el color, la profundidad, el tamaño, las emociones, la rotación mental, entre otros.

Atributos visuales y cognitivos

Esa es la línea que han seguido unos pocos trabajos experimentales, más bien minoritarios, que han convertido a los atributos visuales o cognitivos básicos en su objetivo, a fin de tantear la hipótesis de las diferencias de sexo en la apreciación estética. Si se avanza en esa dirección, el resultado que aparece con mayor fuerza es el relacionado con el énfasis en la representación de algunos elementos. Así, las pinturas que contienen áreas y formas con una transición sutil y no abrupta en relación con el fondo —aquellas que no enfatizan las líneas ni las áreas— son preferidas por las mujeres. Los varones, por su parte, manifiestan una mayor afinidad hacia composiciones con figuras cerradas.

Las preferencias de los hombres también se dirigen a las pinturas en las que sobresalen el brillo y la saturación del color —esto es, una mayor luminancia o cantidad de luz que alcanza el ojo— y colores puros, así como a las formas que podríamos denominar «altamente geometrizadas». En los aspectos de intensidad lumínica y contraste, las mujeres preferirían aquellas imágenes con menor potencia (con menor luminancia), más controladas (con una transición no brusca en el recorrido de los contornos) y menos expresivas, con contrastes suaves, tanto en los acromáticos como en el color. Justo lo contrario de lo que sucede con los hombres.

Da la impresión de que estos hallazgos aportan un cierto fundamento a las diferencias que aparecen en la valoración de algunos estilos: el impresionista es preferido por la mujer y el expresionista por el hombre. El trabajo más completo y que mejor ha mostrado tales disparidades es el publicado en 1963 por los ya mencionados Johnson y Knap.

En el seno de nuestro grupo de investigación, Marcos Nadal ha dedicado su tesis doctoral a un estudio pormenorizado de la relación entre preferencia estética y complejidad visual y a un análisis de las posibles diferencias en ambos atributos entre hombres y mujeres. Las conclusiones de Nadal indican que, en lo que respecta al tipo de estímulos (artísticos o decorativos, figurativos o abstractos) y a los diferentes tipos de complejidad, en la mayoría de los casos no aparecen diferencias notables entre las preferencias estéticas de mujeres y hombres.

En el trabajo de Nadal, para cada uno de los estímulos visuales se obtuvieron los valores de los tres factores que subyacen a la complejidad visual: número y variedad de los elementos que componen la imagen, desorganización e indefinición de los elementos en una escena coherente, y, por fin, asimetría. Estudió la relación que mantenían cada uno de estos factores con las valoraciones de belleza. El resultado fue que, a pesar de que los tres componentes de la complejidad visual se relacionaban con los valores de belleza de formas diversas, en ninguno de los casos apareció una diferencia clara entre hombres y mujeres. A la luz de esta constatación, podemos afirmar que los factores de complejidad que afectan a la apreciación de la belleza son análogos en hombres y mujeres.

En definitiva, cuando intentamos exponer una explicación global del conjunto de las conclusiones anteriores no hallamos un hilo argumental coherente. De hecho, si tomamos en consideración el modelo de cinco etapas propuesto por Helmut Leder, de la Universidad de Viena, como guía de los procesos cognitivos involucrados en la apreciación estética, debemos concluir que, hasta el momento, los investigadores no han planteado ningún experimento que permita determinar si las diferencias de sexo guardan relación con procesos perceptivos, mnemónicos, semánticos, afectivos o de decisión, tampoco con la combinación de cualquiera de ellos.

No obstante, podemos encontrar datos procedentes de otros campos de estudio cercanos a la estética experimental, por ejemplo de la psicología experimental, que sugieren que hombres y mujeres realizan un procesamiento ligeramente distinto en una parte de esos procesos, e incluso en la integración de la información perceptiva, cognitiva y afectiva.

La manipulación de las condiciones estéticas ha aportado escasas certezas acerca de las diferencias entre los dos sexos, al margen de las consideraciones estilísticas que hemos comentado más arriba. Es preciso, pues, acceder de forma colateral a ese tipo de conclusiones o interpretaciones: a partir del estudio de otros campos que corresponden a atributos visuales de nivel básico (color, contraste, profundidad, entre otros), a estrategias cognitivas o a afecciones emocionales.

En este contexto, por estrategias cognitivas debemos entender las operaciones mentales habitualmente inconscientes que realizamos con el objetivo de detectar, discriminar, identificar o reconocer elementos u objetos. Por afecciones emocionales entendemos el estado mental que se produce con la aparición de una emoción básica, como pueden ser la ira, la sorpresa, la alegría, entre otras. A continuación, y a modo de ejemplo, figuran algunas conclusiones sobre las diferencias entre sexos en un campo relacionado con la preferencia estética, a saber, el color.

Preferencias de color

La preferencia por los colores cuenta con estudios experimentales desde finales del siglo XIX. En 1909, un inspector de enseñanza, William H. Winch, publicó en el *British Journal of Psychology* un estudio basado en una muestra de 2000 niños de edades comprendidas entre los 7 y los 15 años, a los que se pidió que pusieran en orden seis colores (amarillo, azul, blanco, negro, rojo y verde), según su preferencia por cada uno de ellos. Tanto las niñas como los niños situaron en primer lugar el azul, en segundo lugar el rojo y en último lugar el negro. En el caso de los niños, el tercer lugar fue para el verde, el cuarto para el amarillo y el quinto para el blanco, mientras que en las niñas el blanco y el verde compartían el tercer lugar, por delante del amarillo.

En otros trabajos de la primera mitad del siglo XX también hallamos conclusiones del siguiente estilo: «el amarillo tiene un bajo poder afectivo para las mujeres», «la preferencia por el azul es mayor en hombres que en mujeres», «las mujeres prefieren el rojo al azul, y los hombres el azul al rojo», etcétera. Pero otras investigaciones de ese período no hallaron diferencias de preferencia por los colores entre mujeres y hombres; se obtuvieron incluso correlaciones del 0,95 entre unas y otras preferencias.

En la segunda mitad del siglo XX, las cosas no cambiaron demasiado y las conclusiones de los experimentos tampoco obtuvieron ningún consenso.

En suma, algunos investigadores han descrito la historia del estudio de la preferencia del color como desconcertante, confusa y contradictoria. Sin embargo, parece haber un acuerdo sobre la preferencia universal por el azul, aunque este hallazgo disminuya su poder de convicción a causa de algunos fallos en el control de los experimentos y de la dificultad de conseguir una medida sistemática y cuantitativa de la preferencia.

Pese a la tan extendida idea de que las niñas prefieren el color rosa y los niños el azul, no existían pruebas que ratificaran esa distinción hasta que, en 2007, Anya C. Hurlbert y Yazhu Ling, de la Universidad de Newcastle, publicaron «Componentes biológicos de las diferencias de sexo en la preferencia del color». En el estudio utilizaron una tarea de elección forzada y cuantificaron los estímulos mediante un colorímetro. Los participantes elegían, tan rápidamente como les era posible, el color preferido entre pares de pequeños rectángulos coloreados.

Antes de seguir con la explicación del experimento, quizá convenga aclarar lo que, a grandes rasgos, sabemos acerca del procesamiento cognitivo del color. Entre los investigadores hay consenso en torno a la existencia de dos etapas en la codificación y procesamiento de la información sobre el color. La primera etapa, a la que se suele denominar *tricromática*, se produce en la retina a partir de la codificación de las ondas electromagnéticas en tres tipos de conos, los cuales son receptores visuales responsables del color. Los conos A codifican las ondas de longitudes largas, en torno a los 560 nanómetros (nm), los conos B codifican las ondas de longitudes medias, en

torno a los 530 nm, y los conos G codifican las ondas de longitudes cortas, en torno a los 440 nm. Esta primera etapa da cuenta de fenómenos realmente fascinantes en la percepción del color.

La segunda etapa transcurre a nivel cortical, donde los científicos dan por sentada la existencia de tres mecanismos oponentes: uno relacionado con la oposición de las experiencias de azul y amarillo, otro con las de rojo y verde, y un tercero con la oposición de claro y oscuro [*véase* «Visión prohibida del color», por V. A. Billock y B. H. Tsou, *en este mismo número*]. Existen varias maneras de darnos cuenta de la existencia de esos mecanismos oponentes. Por ejemplo, si miramos intensamente (sin pestañear ni mover los ojos) una superficie azul y luego desplazamos nuestra mirada hasta una superficie blanca, tendremos la impresión de estar viendo unos destellos amarillos. Algo similar ocurrirá con cualquiera de los colores oponentes que elijamos, si bien el posefecto siempre tendrá el valor del color oponente.

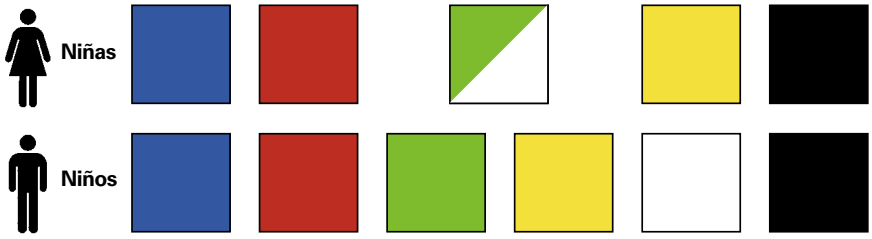
Para el análisis de sus datos, Hurlbert y Ling se basaron en la existencia de los dos mecanismos cromáticos de colores oponentes (azul-amarillo y rojo-verde) como factores principales de las diferencias de sexo en la percepción del color, y dejaron de lado el mecanismo acromático de claro y oscuro. Mientras que el mecanismo azul-amarillo explicaba la variabilidad en el conjunto de la población, el mecanismo rojo-verde no obtenía los mismos resultados en mujeres que en hombres.

Solo la actividad del mecanismo rojo-verde mostraba diferencias consistentes según el sexo. Los hombres, en promedio, otorgaban un peso bastante negativo a uno de los componentes del mecanismo rojo-verde, mientras que las mujeres lo valoraban positivamente. Dicho de otro modo, las mujeres preferían fondos de colores con tonalidades rojizas, mientras que los hombres no mostraban diferencias de preferencia entre las tonalidades verdes y rojizas. Todos los participantes daban un peso muy positivo al mismo componente en el otro mecanismo, esto es, a la tonalidad azulada.

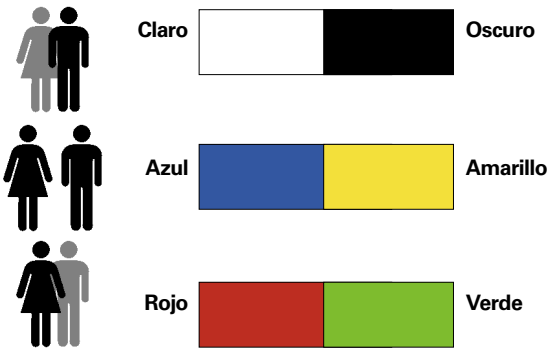
Mientras hombres y mujeres comparten una preferencia natural por las tonalidades azuladas en uno de los mecanismos, la preferencia de las tonalidades rojizas en las mujeres en el otro mecanismo es clara; sin embargo, en los hombres no parecía existir preferencia alguna por tonalidades rojizas, frente a las verdosas. Cabe concluir, por tanto, que la preferencia de las niñas por el color rosa puede haber evolucionado sobre esta base universal y natural.

Preferencia y uso de colores en mujeres y hombres

W. H. Winch estudió en 2000 niños de 7 a 15 años el orden de preferencia de seis colores. El primero y el segundo lugar lo ocuparon el azul y el rojo, respectivamente, lo mismo en niñas que en niños. Para ambos sexos, el negro ocupó el último lugar de preferencia. Para los niños, el tercer lugar fue el verde, el cuarto el amarillo y el quinto el blanco. En las niñas, el blanco y el verde compartían el tercer lugar, por delante del amarillo.



Se representan los tres mecanismos oponentes de la segunda fase del procesamiento del color en el sistema visual humano. El azul-amarillo es utilizado de forma similar por ambos sexos. Los varones hacen mayor uso del mecanismo claro-oscuro, mientras que las mujeres lo hacen del rojo-verde.



De la estética a la semántica

Una investigación anterior a la dirigida por Hurlbert respalda en buena parte los resultados obtenidos en esta última. Se trata del estudio publicado, en 2004, por David Bimler y sus colaboradores de la Universidad Massey de Nueva Zelanda. De él se desprende que los hombres tienen menor acceso al léxico del color y que obtienen un menor consenso en la semántica de los colores. En una tarea de discriminación cromática, los hombres otorgaron menos importancia a la separación de los colores a lo largo del eje rojo-verde que las mujeres. En compensación, los hombres otorgaban más peso a la separación a lo largo del eje de luminancia, esto es, entre zonas claras y oscuras (el concepto de luminancia hace referencia a la cantidad de luz procedente del objeto).

Es posible que este descubrimiento subyazca a la preferencia masculina por las configuraciones con transiciones más abruptas entre áreas claras y oscuras, según la cual los hombres minimizan las distinciones rojizas frente a las verdosas. Bimler y sus colaboradores indicaron que el origen de este fenómeno puede deberse a diferentes factores, desde una precisión funcional diferente en la retina, hasta patrones de socialización diversos.

Filogénesis de las diferencias

Hurlbert y Ling argumentan que las diferencias obtenidas pueden haber surgido a lo largo de la evolución como consecuencia de especializaciones funcionales específicas en la división del trabajo según el sexo. A vueltas con la teoría del cazador-recolector, Hurlbert y Ling proponen que el cerebro de la mujer se habría especializado en las tareas de recolección.

La capacidad tricromática y el mecanismo rojo-verde son adaptaciones «modernas» en la evolución de los primates. Las investigaciones apuntan a que estas adaptaciones se proponen facilitar la identificación de la fruta madura o de las hojas rojizas comestibles inmersas en el follaje verde. Por tanto, sería plausible que, para la recolección de la fruta, el cerebro de la hembra afinara las adaptaciones tricromáticas y se deba a estas la preferencia por los objetos más rojizos sobre un fondo de otro color. Como recolectora, la hembra necesitaría tener una mayor consciencia de la información del color que el cazador. Este requerimiento haría emerger una mayor constancia y estabilidad en la preferencia del color en las hembras, dato que aparece tanto en el estudio de Hurlbert y Ling como en el dirigido por Bimler.

Hurlbert y Ling apuntan una explicación alternativa a la relacionada con la recolección, basada en la necesidad de discriminar cambios sutiles en el color de la piel, debido a los estados emocionales y las señales socio-sexuales. La hipótesis indicaría que las mujeres habrían afinado esas adaptaciones para sus roles de «cuidadoras» y «empatizadoras».

Son numerosos los datos que sugieren que la apreciación de la estética es un rasgo evolutivamente novedoso, derivado de otro u otros rasgos que ya poseían especies de primates anteriores a la nuestra. Las diferencias que aparecen entre los sexos en el funcionamiento de los mecanismos subyacentes a la apreciación estética nos llevan a preguntarnos si su significación evolutiva es la misma en mujeres y hombres.

A la luz de los datos revisados en este trabajo, es concebible que la apreciación estética femenina haya tenido sus orígenes en un uso categórico del espacio y en un uso más intenso del mecanismo rojo-verde en el color percibido con el objetivo de tener éxito en la recolección de frutos. En cambio, el hombre habría desarrollado ese rasgo estético a partir de un uso coordenado del espacio y un énfasis en el uso de la luminancia para el éxito en la caza. Sin duda, una hipótesis arriesgada, aunque no infundada.

De todas formas, debemos tener en cuenta que en el estudio de Hurlbert y Ling se evidencia de qué forma la diversidad cultural (entre poblaciones inglesas y chinas) afecta de manera notable a las diferencias de preferencias de colores. Todavía hay que añadir una cautela más, y recordar que las diferencias entre los dos sexos aparecen como consecuencia de la combinación de la variabilidad propia de cada grupo.

Las diferencias entre sexos no expresan las preferencias de cada persona individual, ni tampoco podemos asumir que mujeres y hombres forman grupos homogéneos dentro de los que existe un comportamiento común. Las diferencias entre estos grupos son compatibles con la existencia de diferencias entre subgrupos.

Parafraseando a George Sand, un hombre y una mujer son hasta tal punto la misma cosa que casi no se entiende la cantidad de distinciones y de razonamientos sutiles de los cuales se nutre la sociedad sobre este argumento. Pero William Shakespeare afirmaba que la mente del hombre es de mármol; la de la mujer, de cera. El debate sobre las diferencias entre mujeres y hombres viene de lejos. Y continúa vivo. ★

Artículo publicado en *Mente y Cerebro* n.º 43

PARA SABER MÁS

Biological components of sex differences in color preference. A. C. Hurlbert y Y. Z. Ling en *Current Biology*, vol. 17, n.º 16, págs. 623-625, 2007.

Visión interior. S. Zeki. Editorial Antonio Machado, 2009.

La gran diferencia. Como son realmente los cerebros de hombres y mujeres. S. Baron-Cohen. Amat Editorial, 2009.

Sex-related similarities and differences in the neural correlates of beauty. C. J. Cela et al. en *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, vol. 106, págs. 3847-3852, 2009.

EVOLUCIÓN El análisis de los pigmentos visuales en los primates revela que nuestra visión cromática siguió un curso evolutivo singular y que el cerebro es más adaptable de lo que suele creerse

Evolución de la visión de los colores en los primates

GERALD H. JACOBS Y JEREMY NATHANS

Ante nuestros ojos, el mundo se nos presenta con una diversidad infinita de colores: desde el naranja solar de una caléndula hasta el gris oscuro del chasis de un automóvil; desde el azul intenso del cielo invernal hasta el verde centelleante de una esmeralda. Sorprende que en la mayoría de los humanos todos los colores puedan reproducirse mezclando tan solo tres longitudes de onda de luz fijas a ciertas intensidades.

Esta propiedad de la visión humana, la tricromacia, se debe a que la retina (la capa de células nerviosas del ojo que captura la luz y transmite la información visual al cerebro) utiliza para la visión de los colores solo tres tipos de pigmentos que absorben luz. Una consecuencia de la tricromacia es la técnica de la tricromía: las impresoras y las pantallas de los ordenadores y televisores pueden mezclar píxeles rojos, verdes y azules para generar lo que percibimos como un amplio espectro de colores.

En síntesis:

Rasgo visual insólito

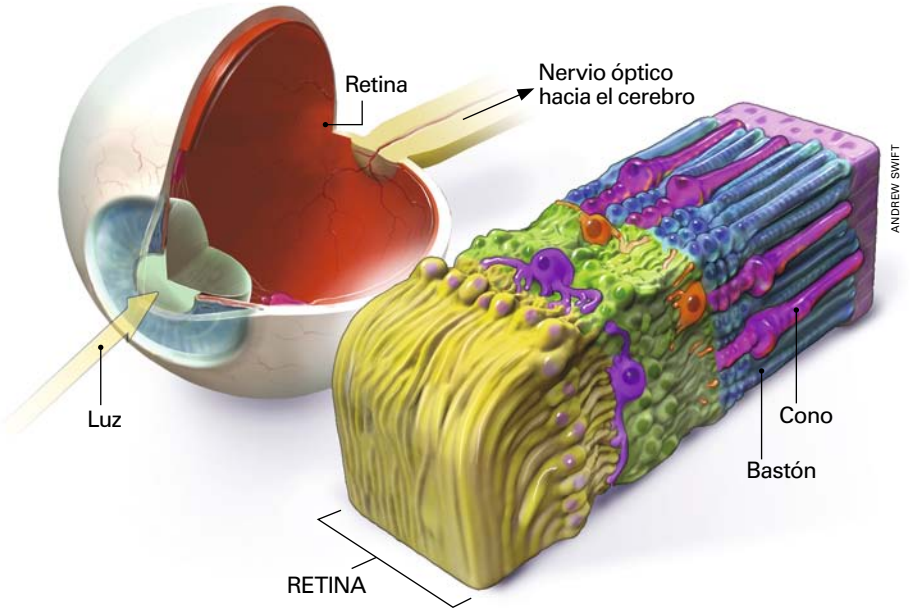
1 La visión de los colores en los humanos y otros primates difiere de la de los mamíferos no primates. Se denomina tricromacia, ya que depende de tres tipos de pigmentos activados por la luz en la retina del ojo.

2 Los análisis de los genes de esos pigmentos aportan información sobre la evolución de la tricromacia a partir de la visión de los colores en los mamíferos no primates, que poseían solo dos tipos de fotopigmentos.

3 A partir de ratones transgénicos tricromáticos (a los que se ha insertado un gen de un pigmento humano) se ha constatado la plasticidad extraordinaria del cerebro de los mamíferos: estos roedores son capaces de distiguir más colores que sus congéneres.

Los chimpancés, igual que los humanos, pueden apreciar colores que otros mamíferos no distinguen. Lo que se ve en un cuadro de Kandinsky es un reflejo de las propiedades de las pinturas, del tipo de iluminación y del sistema de visión de los colores del observador.

CORBIS / GEOFFREY CLEMENTS (*pintura*); CORBIS / BOB ELSDALE (*chimpancés*); LUCY READING-IKKANDA (*fotoilustración*)



La retina, una capa de neuronas que se aloja en la parte posterior del ojo, transmite la información visual al cerebro a través del nervio óptico. La visión de los colores depende de los conos, células sensoriales conoideas que contienen pigmentos activados por la luz. Los bastones, otras células sensibles a la luz, funcionan con luz tenue y no suelen participar en la visión de los colores. Los bastones y los conos, conocidos en conjunto como fotorreceptores, se ubican detrás de otros tipos de células que contribuyen a la visión.

Aunque habitual entre los primates, la tricromacia no es una característica general del reino animal. Casi todos los mamíferos no primates son dicrómatas, con una visión de los colores basada en dos tipos de pigmentos visuales. Algunos mamíferos nocturnos poseen únicamente un pigmento, mientras que ciertas aves, peces y reptiles poseen cuatro y pueden detectar la luz ultravioleta, invisible para nosotros. En resumen, parece que la tricromacia de los primates constituye un rasgo insólito. De ahí el interés de conocer su evolución.

Basándose en décadas de estudio, las investigaciones sobre la genética, biología molecular y neurofisiología de la visión de los colores en los primates han aportado resultados inesperados y datos sorprendentes sobre la flexibilidad de su cerebro.

Los pigmentos y su origen

Hace más de 50 años se determinaron las sensibilidades espectrales de los tres pigmentos visuales responsables de la visión de los colores en los humanos. Se conocen ya con gran precisión. Cada uno de ellos absorbe la luz de una determinada región del espectro y se caracteriza por la longitud de onda en que la absorción es más eficaz. El pigmento de longitud de onda corta (S, de *small* en inglés) absorbe la máxima luz a unos 430 nanómetros (un nanómetro es una milmillonésima de metro), el pigmento de longitud de onda media (M) lo hace aproximadamente a 530 nanómetros y el pigmento de longitud de onda larga (L), a 560 nanómetros. (A modo de orientación, las longitudes de onda de 470, 520 y 580 nanómetros corresponden a los colores que percibimos por regla general como azul, verde y amarillo, respectivamente.)

Cada uno de esos pigmentos consiste en una proteína que forma un complejo con un compuesto que absorbe luz derivado de la vitamina A; están situados en las membranas de los conos (neuronas fotorreceptoras de la retina denominadas así por su forma conoidea). Cuando un pigmento absorbe luz, desencadena una cascada de sucesos moleculares que tienen como consecuencia la excitación del cono. Esta excitación activa, a su vez, otras neuronas de la retina que, finalmente, transmiten una señal hacia el cerebro a través del nervio óptico.

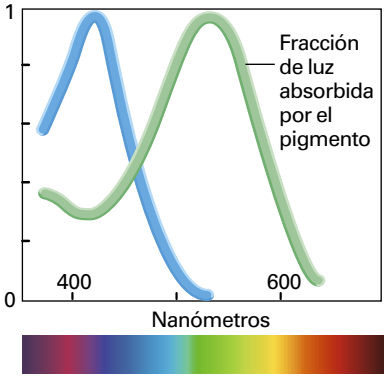
Aunque se conoce desde hace tiempo el espectro de absorción de los pigmentos de los conos, no fue hasta los años ochenta del siglo pasado cuando uno de los autores (Nathans) identificó los genes de los pigmentos humanos y, a partir de las secuencias de ADN de dichos genes, determinó la secuencia de aminoácidos que constituye cada proteína de los pigmentos. Las secuencias génicas revelaron que los pigmentos M y L son casi idénticos. Los experimentos posteriores demostraron que las diferencias de sensibilidad espectral entre estos se derivan de sustituciones en solo tres de los 364 aminoácidos de los que está formado cada uno de ellos.

Los experimentos pusieron también de manifiesto que los genes de los pigmentos M y L se encuentran próximos

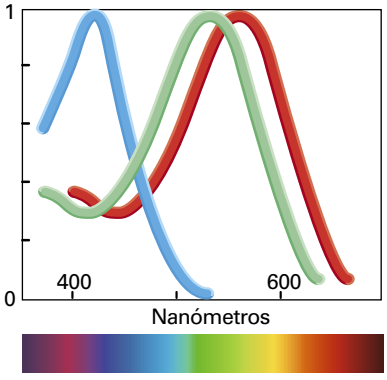
Dos tipos de visión en los mamíferos

La mayoría de los mamíferos son dicrómatas, ya que su visión de los colores se basa en dos tipos de pigmentos visuales (*arriba*): uno que absorbe más luz a longitudes de onda corta (*curva azul*) y otro que es más sensible a longitudes de onda largas (*curva verde*). Pero el hombre y otros primates poseen una visión tricromática (*abajo*). Se encuentran capacitados para más colores porque utilizan tres tipos de pigmentos: un pigmento de longitud de onda corta (*curva azul*) y dos tipos de pigmentos de longitud de onda larga (*curvas verde y roja*).

VISIÓN DICROMÁTICA



VISIÓN TRICROMÁTICA



GETTY IMAGES / GAIL SHUMWAY (*ranas*); LUCY READING-IKKANDA (*espectros visibles*)

entre sí en el cromosoma X, uno de los dos cromosomas sexuales. (Los varones poseen un cromosoma X y otro Y, mientras que las mujeres presentan dos cromosomas X.) Esta localización no sorprendió, dado que se sabía desde hacía tiempo que el daltonismo para los colores rojo y verde, una anomalía corriente en la percepción de estos colores en las personas, afectaba con mayor frecuencia a los hombres que a las mujeres y se heredaba según una pauta que indicaba que los genes responsables residían en el cromosoma X. El gen del pigmento S se localiza, en cambio, en el cromosoma 7, y su secuencia demuestra que el pigmento S codificado está relacionado solo ligeramente con los pigmentos M y L.

Hacia mediados de los años noventa, las comparaciones de los genes de estos tres pigmentos con los de otros animales proporcionaron mucha información sobre su origen. Casi todos los vertebrados poseen genes con secuencias muy similares a las del pigmento humano S; ello significa que una versión de un pigmento de longitud de onda corta es un elemento de la visión de los colores desde hace mucho. Entre los vertebrados se hallan también extendidos pigmentos relacionados con los de longitud de onda más larga (M y L), posiblemente bastante antiguos. Pero entre los mamíferos, la presencia simultánea de pigmentos similares a M y L tan solo se ha observado en un subgrupo de especies de primates, prueba de una probable evolución de ese carácter hace menos tiempo.

La mayoría de los mamíferos no primates presentan un pigmento de longitud de onda larga, similar a los pigmentos de longitud de onda media y larga de los primates. El gen del pigmento de longitud de onda larga en

¿VENTAJA EVOLUTIVA?

Los colores de la fruta madura contrastan con frecuencia con el follaje de alrededor. Los animales tricrómatas pueden discernir mejor que los dicrómatas tales diferencias. Una manera en que la visión tricromática habría aumentado la supervivencia sería la mayor capacidad de identificar la fruta madura que conferiría, con la consecuente propagación de los genes de la tricromacia en las poblaciones de primates.

GETTY IMAGES / JUSTIN LIGHTLEY

Primates del Viejo y Nuevo Mundo

Los primates del Viejo Mundo evolucionaron en Africa y Asia a lo largo de millones de años. Comprenden simios antropoides (hombre, orangutanes, gorilas, bonobos y chimpancés), así como gibones, langures, macacos y mandriles. El linaje de los primates quedó aislado del linaje del Nuevo Mundo (Centroamérica y Sudamérica) cuando los continentes africano y sudamericano se separaron, hace unos 40 millones de años.

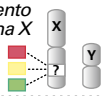
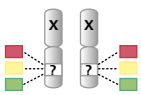
Los simios del Nuevo Mundo ocupan Centroamérica y Sudamérica, y tienden a ser más pequeños que sus parientes del Viejo Mundo. Comprenden especies como titíes, tamarinos, saimiris, monos araña, monos aulladores y capuchinos.

MAPPING SPECIALISTS (*globos terráqueos*); ISTOCK / GLEB IVANOV (*mandril*); ISTOCK / MICHAEL FITZSIMMONS (*mono araña*)

Dos modelos de la visión

La base genética de la tricromacia en los primates del Viejo Mundo diverge de la que caracteriza a los del Nuevo Mundo. En ambos grupos existe un gen que codifica un pigmento de longitud de onda corta (*azul*), situado en un cromosoma no sexual. Los primates del Viejo Mundo poseen, además, dos genes de pigmentos de longitud de onda larga (*rojo y verde*) en cada cromosoma X. De ahí que los machos (con un cromosoma X) y las hembras (con dos cromosomas X) presenten tres genes de pigmentos y sean tricrómatas.

En el acervo génico de los primates del Nuevo Mundo existen tres variantes (alelos) de un gen de pigmento de longitud de onda larga (*rojo, amarillo y verde*) ligado al cromosoma X, pero cualquier cromosoma X lleva únicamente uno de esos alelos. Como consecuencia, solo las hembras con alelos de pigmentos distintos en sus dos cromosomas X serán tricrómatas.

		Gen de pigmento de longitud de onda corta	+	Gen (o genes) de pigmento de longitud de onda larga	=	Tipo de visión de los colores
PRIMATES DEL VIEJO MUNDO	Macho			*Dos genes de pigmento por cromosoma X* *Sin gen de pigmento en el cromosoma Y*		**Visión tricromática**
	Hembra					**Visión tricromática**
PRIMATES DEL NUEVO MUNDO	Macho			*Un alelo de pigmento por cromosoma X* 		**Visión dicromática**
	Hembra					*Si ambos cromosomas X tienen el mismo alelo de pigmento:* **visión dicromática** *Si los cromosomas X tienen alelos diferentes del pigmento:* **visión tricromática**

LUCY READING-IKKANDA

los mamíferos se aloja en el cromosoma X. Estos hallazgos plantearon la posibilidad de que los dos pigmentos de longitud de onda media y larga en los primates aparecieran en el linaje inicial de los primates del siguiente modo: un gen del pigmento de longitud de onda larga se duplicó en un solo cromosoma X; después se produjeron mutaciones en una o ambas copias del gen ancestral ligado al cromosoma X, dando lugar a dos pigmentos bastante parecidos, aunque con distintos intervalos de sensibilidad espectral, los pigmentos M y L.

Un mecanismo conocido en la duplicación de los genes de este tipo es el que opera durante la formación de óvulos y espermatozoides. Cuando las células que dan origen a óvulos y espermatozoides se dividen, algunos pares de cromosomas intercambian una parte de sí mismos en un proceso de recombinación; de vez en cuando, el intercambio desigual de material genético provoca la formación de un cromosoma que posee copias supernumerarias de uno o más de sus genes. Las mutaciones ventajosas introducidas posteriormente en esos genes duplicados pueden entonces mantenerse por selección natural. Es decir, si aumentan la supervivencia, las mutaciones útiles se transmiten a las generaciones futuras y se propagan en la población.

En el caso de la visión de los colores en los primates, cabe suponer que la tricromacia basada en los pigmentos «nuevos» M y L (junto con el pigmento S) confiriera una ventaja selectiva sobre la dicromacia en determinados ambientes. Los colores de la fruta madura, por ejemplo, contrastan frecuentemente con el follaje de alrededor; pero los dicrómatas aprecian menos dicho contraste porque poseen una baja sensibilidad a las diferencias de color en las regiones del rojo, amarillo y verde del espectro visual. Es posible que una mejor capacidad para identificar los frutos comestibles aumentara la supervivencia de los individuos que albergaban las mutaciones responsables de la tricromacia y favoreciera la difusión de esos genes mutantes en la población.

Los mecanismos señalados anteriormente (duplicación génica seguida de mutación y posterior divergencia de las secuencias de ADN) parecerían una explicación razonable de la evolución de los genes de los pigmentos M y L, ya que se conocen otras familias de genes que han experimentado esta serie de acontecimientos. Tómese como ejemplo los genes que codifican las hemoglobinas, proteínas que transportan el oxígeno en la sangre. Los genes de la hemoglobina fetal (producida al inicio del segundo mes en el útero) y los genes de la hemoglobina en los adultos parecen haberse originado como duplicados de un mismo gen ancestral que mutaron más tarde y dieron lugar a variantes con diferentes afinidades por el oxígeno. De igual modo, las inmunoglobulinas, proteínas que intervienen en la respuesta de los anticuerpos del sistema inmunitario, presentan una amplia variedad y surgieron de la duplicación de un gen ancestral.

Dos líneas evolutivas hacia la tricromacia

Sin embargo, la verdadera historia sobre la evolución de la tricromacia en los primates resulta ser aún más compleja e interesante. Una clave fundamental fue el descubrimiento de que en la visión tricromática de los primates parecen actuar dos mecanismos genéticos distintos: uno en los primates del Viejo Mundo (el grupo que evolucionó en el Africa subsahariana y Asia, integrado por gibones, chimpancés, gorilas y humanos) y otro en los primates del Nuevo Mundo (especies de América Central y del sur, como los titíes, tamarinos y saimiris).

El hombre y otros primates del Viejo Mundo llevan los genes de los pigmentos M y L en cada cromosoma X y presentan visión tricromática. Pero uno de los autores (Jacobs), que viene examinando desde hace decenios la visión de los colores en los primates del Nuevo Mundo, descubrió que la tricromacia se producía solo en un subgrupo de hembras. En las investigaciones, todos los machos y alrededor de un tercio de las hembras primate del Nuevo Mundo no exhibían sensibilidad a las diferencias de color en las longitudes de onda de media a larga, característica peculiar de los dicrómatas. Se concluyó, pues, que la tricromacia no era un rasgo general en todos los primates.

Para explicar esta curiosa pauta, varios investigadores estudiaron el número y la disposición de los genes de los pigmentos de los conos en estos simios del Nuevo Mundo. Resultó que la mayoría de las especies poseían un gen de un pigmento de longitud de onda corta (supuestamente localizado en un cromosoma no sexual) y solo un gen de longitud de onda larga, localizado en el cromosoma X. Dicho de otro modo, la dotación genética de sus pigmentos visuales era comparable a la de los mamíferos dicrómatas. ¿Cómo podían ser algunos de ellos tricrómatas?

La respuesta es que el acervo génico de los primates del Nuevo Mundo incluye algunas variantes (o alelos) del gen del pigmento ligado al cromosoma X, es decir,

LOS AUTORES

Gerald H. Jacobs es profesor investigador del departamento de psicología y del Instituto de Neurociencias de la Universidad de California en Santa Bárbara. *Jeremy Nathans* es profesor en los departamentos de biología molecular y genética, neurociencias y oftalmología en la facultad de medicina de la Universidad Johns Hopkins e investigador en el Instituto Médico Howard Hughes.

diferentes versiones con secuencias de ADN ligeramente modificadas. La variación alélica es un fenómeno que afecta a muchos genes, pero las pequeñas disparidades en la secuencia de ADN entre alelos casi nunca se traducen en diferencias funcionales. Sin embargo, en los primates del Nuevo Mundo, los diferentes alelos de los pigmentos ligados al cromosoma X dan lugar a pigmentos con diversas sensibilidades espectrales. Las especies de primates típicas del Nuevo Mundo, entre otras, los saimiris, poseen en su acervo génico tres alelos del gen del pigmento de los conos ligado al cromosoma X: uno de ellos codifica una proteína similar al pigmento humano M; un segundo, una proteína que se asemeja al pigmento humano L, y un tercero, un pigmento con propiedades de absorción de luz más o menos intermedias entre los dos primeros.

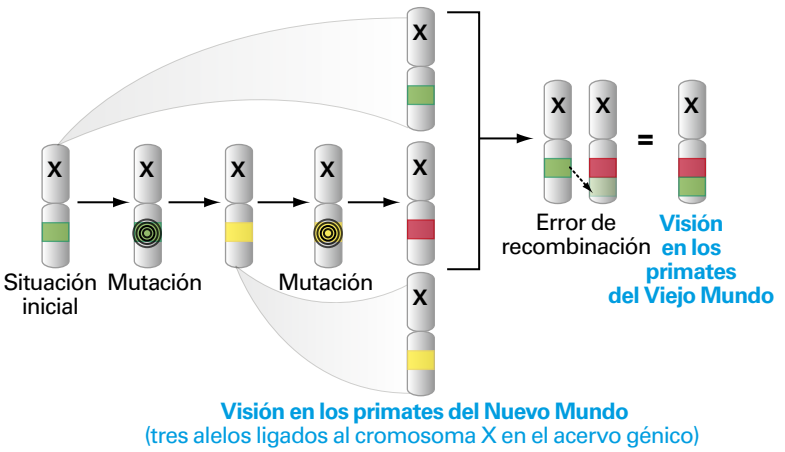
Las hembras de saimiri (y solo las hembras), al tener dos cromosomas X, pueden heredar dos alelos distintos de longitud de onda larga (cada uno de ellos alojado en un cromosoma X), adquiriendo así la tricromacia. No obstante, aproximadamente un tercio de todas las hembras heredarán el mismo alelo del pigmento en ambos cromosomas X y se convertirán en dicrómatas, al igual que todos sus compañeros machos. La tricromacia en los primates del Nuevo Mundo podría interpretarse como una versión defectuosa de la tricromacia generalizada de que disfrutan los primates del Viejo Mundo.

La disparidad en la visión de los colores entre los primates del Nuevo y del Viejo Mundo ofrece una oportunidad para estudiar la evolución de este rasgo en ambos grupos. Los dos linajes de primates empezaron a divergir hace unos 150 millones de años, con la separación progresiva de los continentes africano y sudamericano. Según parece, el aislamiento genético se completó hace unos 40 millones de años. Podría imaginarse que los dos mecanismos de la tricromacia evolucionaron de forma independiente, tras la separación de los linajes del Nuevo y del Viejo Mundo. Ambos grupos podrían haber sido inicialmente dicrómatas, con la dotación estándar de los mamíferos, esto es, un pigmento de longitud de onda corta y otro de longitud de onda larga. El gen del pigmento de longitud de onda larga en los primates del Viejo Mundo podría haberse duplicado y después haber experimentado una divergencia de las secuencias, según lo comentado arriba. En los primates del Nuevo Mundo, el gen del pigmento de longitud de onda larga podría haber sufrido simplemente una divergencia de secuencias, con mutaciones sucesivas que habrían originado diferentes alelos de pigmentos de longitud de onda larga y que persistieron en la población.

Pero la comparación de las secuencias de aminoácidos de los pigmentos visuales ligados al cromosoma X sugiere que ocurrió algo distinto. En todos los primates del Viejo y del Nuevo Mundo, los pigmentos M comparten

Evolución de la tricromacia en los primates

La comparación de la base genética de la visión de los colores en los primates del Nuevo y del Viejo Mundo nos revela las fases evolutivas que llevaron a la visión tricromática en algunas hembras del Nuevo Mundo y en ambos sexos de los primates del Viejo Mundo.

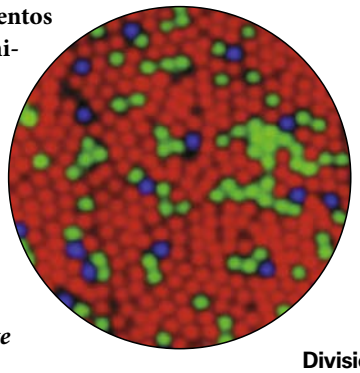


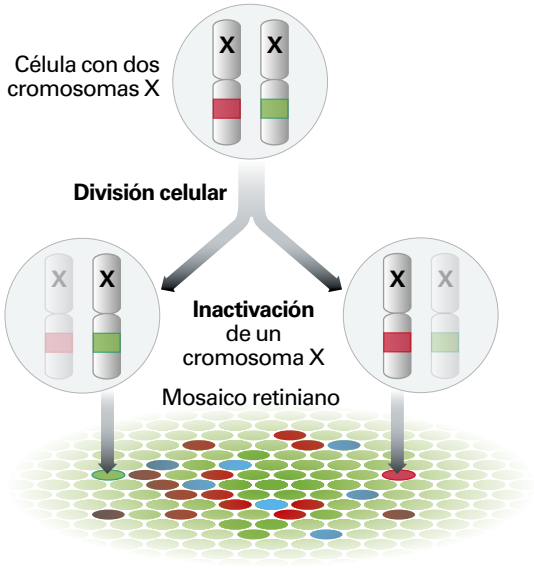
LUCY READING-IKKANDA

En un antepasado común de los primates del Viejo y del Nuevo Mundo, un gen ancestral del pigmento de longitud de onda larga ligado al cromosoma X (*verde; cromosoma más a la izquierda en la imagen*) experimentó sucesivas mutaciones, con el resultado de tres alelos de pigmentos de longitud de onda larga en el acervo génico (*verde, amarillo y rojo*); estos cambios persisten en los primates actuales del Nuevo Mundo. Tras quedar los linajes de primates del Viejo y del Nuevo Mundo aislados uno de otro, un error de recombinación (intercambio de fragmentos entre los cromosomas durante la formación de óvulos y espermatozoides) en una primate hembra del Viejo Mundo situó juntos dos alelos diferentes en el mismo cromosoma X (*cromosoma más a la derecha en la imagen*). Debido a que esta situación ofreció una ventaja selectiva a los machos y también a todas las hembras, se convirtió en norma en los primates del Viejo Mundo actuales.

Sucesos fortuitos en la retina

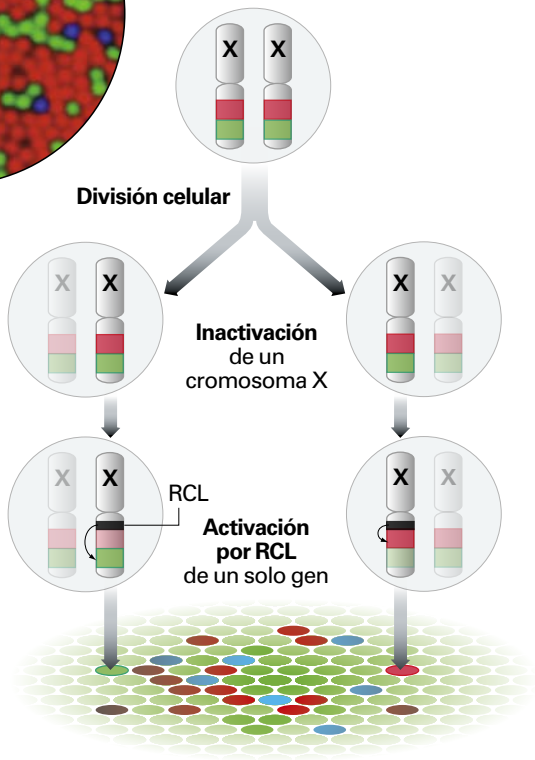
Cada cono contiene genes de los tres pigmentos de color, pero solo activa uno de ellos e inhibe los otros dos. No se conoce en detalle el proceso que controla la selección del gen del pigmento de longitud de onda corta. El mecanismo que determina la selección de uno de los dos genes de los pigmentos de longitud de onda larga parece ser aleatorio, así como la distribución local en la retina de los tipos de cono de longitud de onda larga (*reproducción mediante ordenador*).





Cara o cruz en el Nuevo Mundo

En los primates del Nuevo Mundo, la selección de un gen de un pigmento de longitud de onda larga se consigue mediante la inactivación de un cromosoma X, mecanismo por el que una célula femenina inutiliza uno de sus dos cromosomas X al inicio del desarrollo embrionario. Si la hembra posee diferentes alelos en sus cromosomas X, la inactivación de uno de ellos en cada célula producirá un mosaico de tipos distintos de conos de longitud de onda larga.



El azar en el Viejo Mundo

Los primates del Viejo Mundo presentan dos tipos de genes de pigmentos de longitud de onda larga en un mismo cromosoma X, por lo que resulta necesario un segundo paso para reducir los tipos de pigmentos a uno por cono. La inactivación de uno de los cromosomas X suprime su acción en las células de las hembras. A continuación, en las células de ambos sexos, un regulador del gen denominado región control del locus (RCL) interactúa al azar con uno de los genes de los pigmentos de longitud de onda larga, activando solo ese gen y creando de nuevo un mosaico aleatorio de distintos tipos de conos.

un grupo de tres aminoácidos que confieren una sensibilidad espectral máxima a 530 nanómetros; los pigmentos L, otros tres aminoácidos que confieren una sensibilidad espectral máxima a 560 nanómetros. A partir de los estudios del espectro de absorción de otros pigmentos de longitud de onda larga, se sabe que los cambios de secuencia en varios aminoácidos distintos pueden modificar la sensibilidad máxima de esta familia de pigmentos a longitudes de onda más o menos largas. De esta manera, parece improbable que los primates del Nuevo y del Viejo Mundo convergieran de forma independiente en grupos idénticos de aminoácidos para cambiar las sensibilidades de sus pigmentos de longitud de onda larga.

Es más lógico pensar que en el antepasado común de ambos grupos existiera una variación alélica primitiva,

LUCY READING-IKKANDA (*genes*); CORTESÍA DE DAVID WILLIAMS, *Universidad de Rochester* (*retina*)

parecida a la de los primates del Nuevo Mundo actuales, y que la aparición de esta representara para ambos la primera etapa del camino hacia la tricromacia.

Los distintos alelos de los pigmentos surgieron probablemente a partir de una serie de mutaciones en el gen del pigmento de longitud de onda larga de los mamíferos, algún tiempo antes de que los linajes de los primates del Viejo y del Nuevo Mundo quedaran aislados uno del otro. (Suponemos que el pigmento de longitud de onda intermedia formaba parte de esa dotación primitiva, porque su secuencia de aminoácidos incluye un subconjunto con los tres cambios en la secuencia de aminoácidos que distinguen los pigmentos L y M, y porque su espectro de absorción se encuentra a medio camino entre ambos.)

Por consiguiente, después de la separación de los dos grupos de primates se produjo un error inusual de recombinación en una hembra del linaje del Viejo Mundo que resultaba ser portadora de dos alelos diferentes del gen del pigmento de longitud de onda larga. Este acontecimiento excepcional situó un alelo M al lado de un alelo L en un solo cromosoma X, permitiendo que la tricromacia se extendiera a los machos, además de a todas las hembras.

Esta novedad genética otorgó una ventaja selectiva tan notable a sus portadores, que los cromosomas X con un solo gen de pigmento de longitud de onda larga terminaron por desaparecer del acervo génico de los primates del Viejo Mundo. Entre los primates del Nuevo Mundo, separados geográfica y genéticamente, persistió el sistema primitivo de tres alelos de longitud de onda larga.

El papel del azar

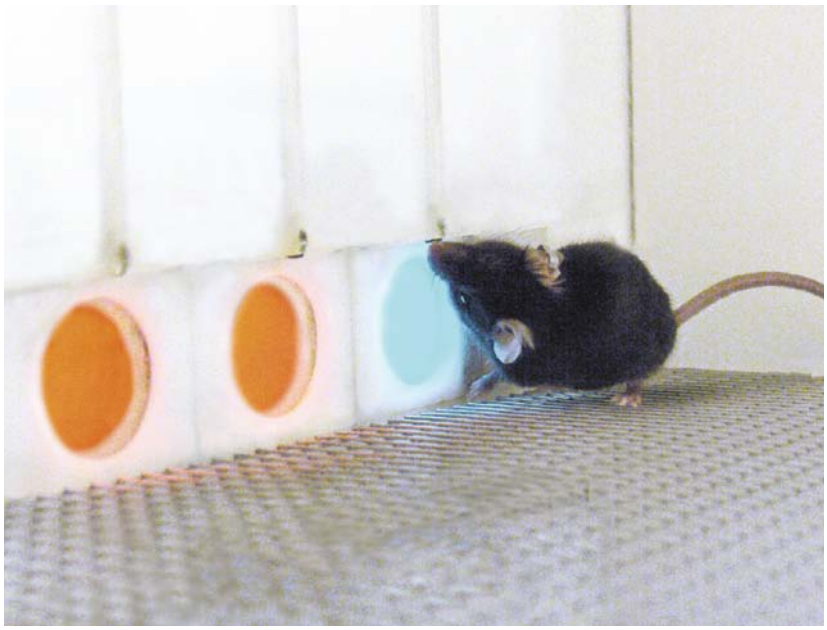
Otro aspecto sorprendente de nuestros hallazgos en los primates del Nuevo y del Viejo Mundo hace referencia al azar en la tricromacia. No aludimos aquí a las mutaciones genéticas aleatorias que en un principio dieron lugar a la dotación de genes de pigmentos que confieren la tricromacia. Los biólogos han observado que, una vez ha evolucionado un rasgo ventajoso por medio de este mecanismo fortuito, este suele quedar «grabado» en el organismo; es decir, el desarrollo del rasgo en cada individuo está dirigido meticulosamente por procesos celulares que se ajustan a un plan de acción predeterminado. Pero en el caso de la visión de los colores en los primates, los sucesos aleatorios parecen desempeñar un papel importante, si no esencial, en cada organismo e incluso en cada cono que se forma.

Para explicar cómo contribuye el azar a la tricromacia, debemos recapitular primero cómo transmiten los conos al cerebro la información sobre el color. Parece que el hecho de presentar tres tipos de pigmentos, aunque sea necesario para la visión tricromática, constituye solo una condición inicial. El siguiente paso es el tratamiento neuronal de las señales generadas por distintos fotorreceptores.

Se trata de un paso fundamental. Los conos por separado no pueden transmitir una información concreta sobre una longitud de onda. La excitación de cada fotorreceptor puede ser desencadenada por un intervalo de longitudes de onda diferentes, pero el cono no puede comunicar qué longitud de onda específica ha absorbido dentro de una banda. De este modo, podría emitir una

Ratones tricromáticos

A diferencia de sus congéneres normales (dicrómatas), el ratón transgénico (tricrómata) aprende a dirigirse hacia uno de los tres círculos de distinto color a los otros dos. Ello sugiere que puede ver el color naranja (los ratones, por lo común, son incapaces de distinguirlo del azul). El roedor ha adquirido semejante destreza porque posee un gen de pigmento humano de longitud de onda larga, además de sus dos genes de pigmentos innatos. El hallazgo revela la notable plasticidad del cerebro de los mamíferos: el ratón puede usar su nuevo pigmento sin estar dotado de neuronas específicas para la interpretación de sus señales.



KRIS KROGH

¿SUPERDOTADAS PARA LA VISION DE LOS COLORES?

Algunas mujeres poseen cuatro tipos de pigmentos visuales, en lugar de tres. El cuarto pigmento es el resultado de una mutación en uno de los genes de los pigmentos de longitud de onda larga ligados al cromosoma X; se sabe que modifica la sensibilidad espectral de la retina. Se está investigando si esta modificación permite percibir un intervalo más amplio de colores. De momento, los estudios no han aportado resultados sólidos de la visión tetracromática.

GETTY IMAGES / GEORGE DIEBOLD

señal del mismo tamaño al ser alcanzado por 100 fotones de una longitud de onda que absorbe de forma eficiente o bien por 1000 fotones de una longitud de onda que absorbe débilmente. Para distinguir un color de otro, el sistema visual debe comparar las repuestas de conos próximos entre sí con distintos tipos de pigmentos.

Para que tales comparaciones sean óptimas, cada cono debe contener únicamente un tipo de pigmento, y los conos con diferentes pigmentos deben situarse cerca uno de otro en una especie de mosaico. De hecho, en la retina de los primates cada cono contiene un solo tipo de pigmento visual; los distintos tipos de conos se combinan en un mosaico determinado. Pero en un tricrómata, cada cono alberga los genes de los tres pigmentos y no está del todo claro cómo un cono «decide» expresar con precisión un solo gen de un pigmento.

Las células activan o expresan sus genes mediante los factores de transcripción: se trata de proteínas especializadas de fijación al ADN que se unen cerca de una región reguladora, el promotor, desencadenando así una serie de sucesos que desembocan en la síntesis de una proteína codificada por el gen. En el caso de los fotorreceptores de longitud de onda corta, parece que durante el desarrollo fetal los factores de transcripción activan el gen del pigmento S. En estas células, un proceso desconocido inhibe también la expresión de los genes de los pigmentos de longitud de onda larga.

Pero interviene otro mecanismo más en la expresión del gen del pigmento en los conos de longitud de onda media y larga de los primates del Nuevo Mundo. El mecanismo en cuestión implica un proceso intrínsecamente aleatorio. En las hembras primates del Nuevo Mundo con distintos alelos en ambos cromosomas X, el alelo expresado por un determinado cono depende de un cara o cruz molecular, la denominada inactivación del cromosoma X. En este proceso, cada hembra inhabilita uno de sus dos cromosomas X al principio del desarrollo. La inactivación del cromosoma X asegura que se exprese un único alelo de un pigmento de longitud de onda media o larga (esto es, se sintetizará un solo tipo de pigmento) en cualquier cono.

Por tratarse de un proceso aleatorio (la mitad de las células expresa genes codificados por un cromosoma X y la otra mitad expresa genes codificados por el segundo cromosoma X), queda garantizado que los conos de longitud de onda media y larga en las hembras de los primates del Nuevo Mundo se entremezclen en toda la superficie de la retina y dibujen un mosaico que permitirá la tricromacia.

La inactivación del cromosoma X, que se produce en todos los mamíferos, constituye una medida fundamental para la supervivencia de las especies. Sin ella, las células de las hembras utilizarían ambos cromosomas X para sintetizar proteínas, lo que causaría diferencias en la cantidad de proteína entre ambos sexos y, a consecuencia de ello, se alteraría el desarrollo en uno o ambos sexos. Ahora bien, como los primates del Viejo Mundo poseen ambos genes de los pigmentos M y L en cada cromosoma X, la mera inactivación de uno de los cromosomas no reduce la expresión a un único gen del pigmento por cono en esos animales. Por ello, resulta obligado que en ese caso intervenga otro mecanismo.

Las investigaciones de Nathans indican que, en los primates del Viejo Mundo, la expresión por el cono de uno u otro gen de pigmento, ambos ligados al cromosoma X, está determinada por una secuencia de ADN cercana, la región control del locus. La decisión se toma durante el desarrollo, cuando, en cada cono, la región control del locus interactúa con uno de los dos promotores de los genes contiguos de los pigmentos (sea el pigmento M o el L, pero no ambos) y activa ese gen. Todavía no se han descrito los detalles de la interacción, pero los datos disponibles nos invitan a pensar en la posibilidad de que la elección sea aleatoria.

Si este emparejamiento de la región control del locus con un promotor determina la expresión del gen del pigmento en los conos, y si es realmente aleatorio, entonces la distribución de los conos M y L en cualquier región pequeña de la retina de los primates del Viejo Mundo debería ser también aleatoria. Los trabajos del equipo de David Williams, de la Universidad de Rochester, demuestran la viabilidad de esta hipótesis predictiva, habida cuenta de los límites técnicos de los métodos disponibles para cartografiar la distribución de los conos.

El colorista involuntario

Los estudios que examinan los fundamentos de la visión de los colores en los primates revelan la plasticidad po-

tencial de ciertos mecanismos retinianos y cerebrales involucrados en la visión de los colores de longitud de onda media y larga. Aunque existen circuitos especializados para comparar la información visual de los conos S con la señal combinada de los conos de longitud de onda media y larga, el cerebro y la retina parecen improvisar más cuando comparan las señales de los conos M con las de los conos L. En particular, el sistema visual parece aprender la identidad de esos conos a través de la experiencia, esto es, mediante el seguimiento de las respuestas de los conos a los estímulos visuales.

Y lo que es más, parece que la vía neuronal principal que transmite las respuestas desde estos conos de longitud de onda media y larga ni siquiera se ha especializado en la visión de los colores. Antes bien, la capacidad para extraer información sobre los colores a partir de los conos L y M sería un hecho casual derivado de la existencia de un antiguo aparato neuronal para la visión espacial de alta resolución, que evolucionó para identificar los límites de los objetos y su distancia desde el observador.

John Mollon, de la Universidad de Cambridge, destaca que, en los primates, la visión espacial de alta resolución está regulada por los conos de longitud de onda media y larga; en ella interviene el mismo tipo de proceso neuronal que en la visión de los colores de longitud de onda media y larga; proceso que consiste en una comparación de la excitación de un cono L o M con la excitación promedio de un gran número de conos L y M circundantes. De momento no se ha identificado ningún sistema de circuitos independiente para la visión de los colores de longitud de onda media y larga. Quizá no sea necesario ninguno. Según esta idea, la visión tricromática de los colores puede considerarse una habilidad emergente del sistema de visión espacial preexistente.

La idea de la plasticidad neuronal en la visión de los colores nos lleva a una pregunta fascinante. Imaginamos que el primer paso de la evolución de la tricromacia en los primates fue la emergencia de un segundo alelo de longitud de onda larga ligado al cromosoma X en una hembra, antepasado de todos los primates actuales. ¿Podría el cerebro primate ancestral haber improvisado lo suficiente para «utilizar» el nuevo pigmento inmediatamente, sin desarrollar siquiera unos circuitos neuronales nuevos? ¿Podría ser suficiente la sola adquisición de un tercer pigmento para añadir otra dimensión a la visión de los colores?

Se nos ocurrió que podríamos verificar esta idea si conseguíamos recrear esa etapa inicial de la evolución de la tricromacia en los primates en un mamífero dicrómata (un ratón de laboratorio). Empezamos nuestro experimento con la manipulación genética de un cromosoma X de un ratón, de modo que codificara un pigmento L humano, en vez de un pigmento M de ratón, introduciendo así el tipo de variación alélica que creíamos se había producido en los primates dicrómatas de hace millones de años. A continuación, demostramos que la línea resultante de múridos expresaba el gen humano en sus conos y que el pigmento L humano transmitía las señales de luz con una eficiencia equiparable a la del pigmento M de ratón. Además, estos roedores transgénicos, según cabía esperar, eran sensibles a un intervalo más amplio de longitudes de onda que los sin modificar.

Pero la cuestión principal para nuestros propósitos era: ¿podrían los ratones hembra, con dos genes distintos de pigmentos en los cromosomas X, utilizar el mosaico retiniano de los conos M y L, producidos por la inactivación del cromosoma X, para —además de percibir— discriminar entre colores en este intervalo más amplio de longitudes de onda? La respuesta, corta y extraordinaria, fue que sí.

En las pruebas de laboratorio, entrenamos a hembras con ambos pigmentos M y L para que distinguieran círculos de color verde, amarillo, naranja y rojo, idénticos ante los ojos de los ratones no transgénicos. Junto con el nuevo pigmento L, los animales modificados adquirieron aparentemente una dimensión adicional de la experiencia sensorial, lo que revela que el cerebro de los mamíferos posee la capacidad innata de extraer información a partir de señales visuales nuevas y cualitativamente distintas.

El resultado obtenido comporta implicaciones en la evolución de los sistemas sensoriales en general, ya que indica que los cambios en la entrada del sistema (en los genes de los receptores sensoriales) pueden dirigir la evolución del sistema entero. Con respecto a la tricromacia de los primates, el experimento con los ratones permite suponer que el primer primate dotado con dos pigmentos distintos de longitud de onda larga percibió un mundo en colores nunca antes visto por un primate. ★

Artículo publicado en *Investigación y Ciencia* n.º 393

© *Scientific American*

PARA SABER MÁS

The evolution and physiology of human color vision: Insights from molecular genetic studies of visual pigments. J. Nathans en *Neuron*, vol. 24, n.º 2, págs. 299-312, octubre de 1999.

Genetically engineered mice with an additional class of cone photoreceptors: Implications for the evolution of color vision. P. M. Smallwood et al. en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 100, n.º 20, páginas 11.706-11.711, 30 de septiembre de 2003.

Emergence of novel color vision in mice engineered to express a human cone pigment. G. H. Jacobs, G. A. Williams, H. Cahill y J. Nathans en *Science*, vol. 315, págs. 1723-1725, 23 de marzo de 2007.

Primate color vision: A comparative perspective. G. H. Jacobs en *Visual Neuroscience*, vol. 25, n.os 5-6, págs. 619-633, septiembre de 2008.

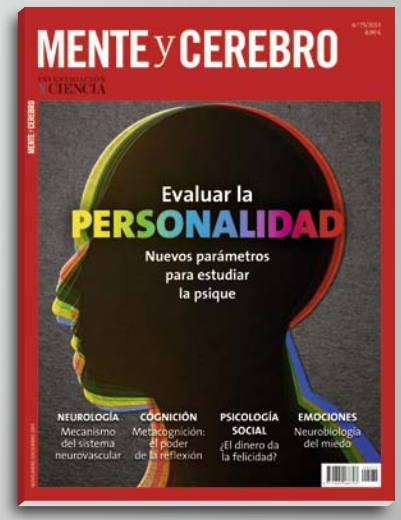
Sigue el desarrollo de la psicología y las neurociencias

MENTE Y CEREBRO n.º 79
Vivir con alzhéimer • Síndrome alcohólico fetal • Tras el origen de las auras migrañosas • Percepción sensorial y sueños lúcidos • La libertad de decidir

MENTE Y CEREBRO n.º 78
El concepto del alma • Dispositivos de estimulación cerebral • El peso de la memoria autobiográfica • ¿Incentivo o manipulación de los ciudadanos? • El papel de las áreas parietales superiores

MENTE Y CEREBRO n.º 77
El tacto • El síndrome de fatiga crónica • Desarrollo del cerebro en los bebés prematuros • Modificar los recuerdos • Salud mental de los inmigrantes • El sentido de la orientación a prueba

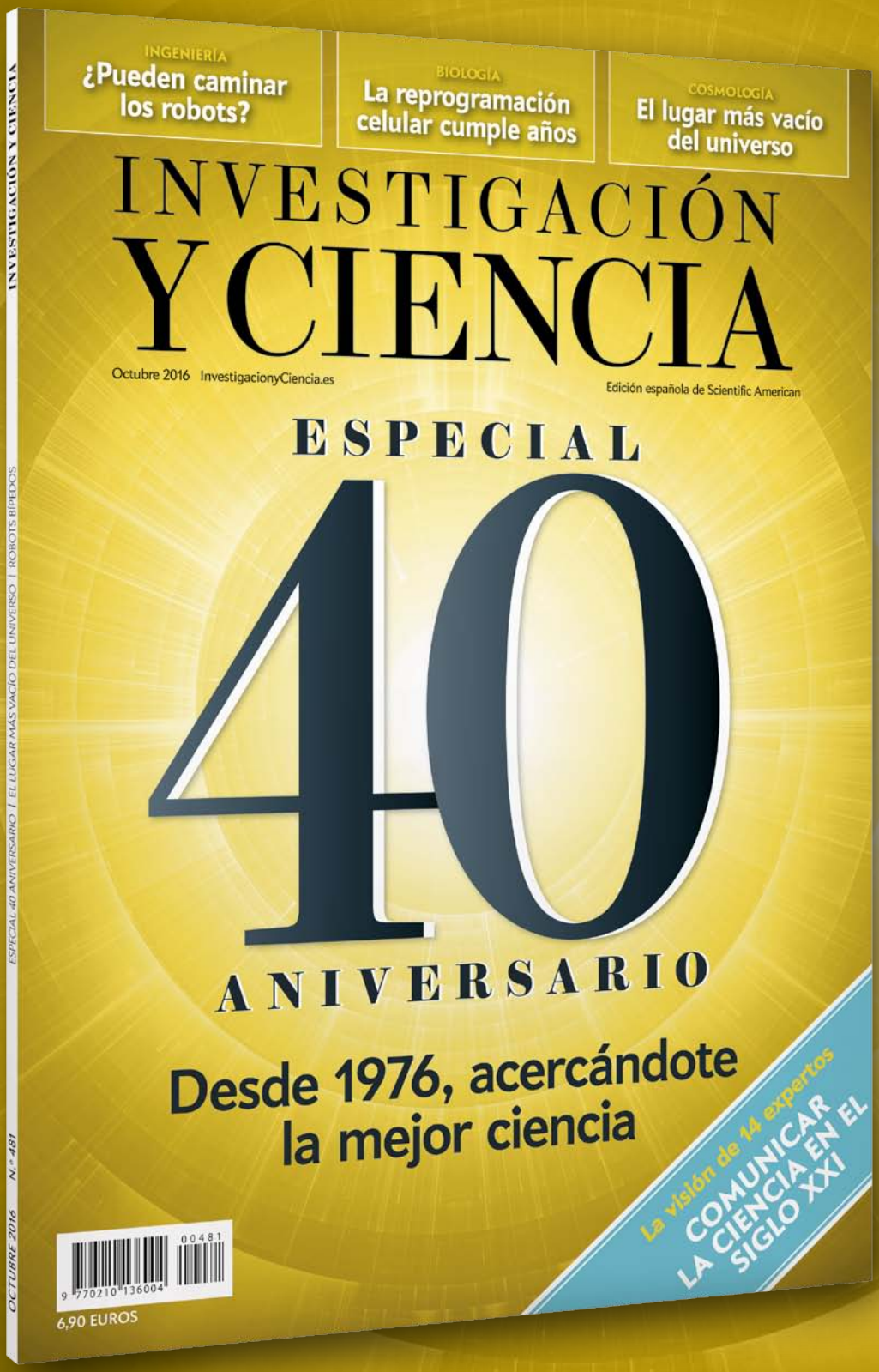
MENTE Y CEREBRO n.º 76
Estimulación cerebral • Reclutamiento yihadista • Neurogénesis y memoria • Desarrollo del lenguaje en los bebés • Regulación de los sentimientos • Excitación sexual persistente



MENTE Y CEREBRO n.º 75
Evaluar la personalidad • Mecanismo del sistema neurovascular • Metacognición: el poder de la reflexión • ¿El dinero da la felicidad? • Neurobiología del miedo • ¿Sensibilidad alimentaria o moda?

MENTE Y CEREBRO n.º 74
El poder de las marcas • Terapia cognitivo-conductual para la depresión • Alimentos para las neuronas • Autocontrol, el secreto del éxito • En el cerebro del programador • El claustro, director de la consciencia

www.investigacionyciencia.es/revistas/mente-y-cerebro

Para más información y efectuar tu pedido: Tlf. 934 143 344 | administracion@investigacionyciencia.es

INVESTIGACIÓN Y CIENCIA
CUMPLE CUARENTA AÑOS